

INVESTIGACION Y CIENCIA

Edición en español de

SCIENTIFIC AMERICAN



FISICA DEL SALTO MORTAL

Mayo 1980

200 PTAS.

Copyright © 1980 Prensa Científica S.A.

Los espacios en gris
corresponden a publicidad
en la edición impresa

- 10 **LA SEGURIDAD DE LOS REACTORES DE FISION, Harold W. Lewis**
El episodio de Three Mile Island confirma la necesidad de una mejor valoración de los riesgos.
- 26 **ESTRUCTURA INTERNA DEL PROTON, Maurice Jacob y Peter Landshoff**
Los "chorros" resultantes de colisiones a altas energías revelan que está formado por quarks.
- 38 **GENES ASESINOS EN BACTERIAS DE VIDA LIBRE, Ramón Parés y Jorge Lalucat**
En los endosimbiontes kappa se reconocen por una estructura propia de bacterias libres.
- 54 **ENFERMEDADES CAUSADAS POR DEFECTOS EN LA COMUNICACION INTERCELULAR, Edward Rubenstein** Desajuste en la unión entre mediadores y receptores.
- 66 **LA ROTACION DE LOS COMETAS, Fred L. Whipple**
Las variaciones en el período orbital del Cometa Encke se atribuyen a la rotación de su núcleo.
- 76 **EL CITOCROMO C Y LA EVOLUCION DEL METABOLISMO ENERGETICO, Richard E. Dickerson** Nuestros antepasados metabólicos quizá fueron bacterias fotosintéticas.
- 90 **FISICA DEL SALTO MORTAL Y DEL SALTO EN TIRABUZON, Cliff Frohlich**
Aunque aparentan violar la ley de conservación del momento cinético, confirman su validez.
- 102 **ESCARABAJOS CORNUDOS, William G. Eberhard**
Los formidables apéndices de estos insectos sirven de palanca para levantar a sus antagonistas.
- 3 AUTORES
- 6 HACE...
- 48 CIENCIA Y SOCIEDAD
- 112 JUEGOS MATEMATICOS
- 120 TALLER Y LABORATORIO
- 127 LIBROS
- 132 BIBLIOGRAFIA

SCIENTIFIC AMERICAN

COMITE DE REDACCION

Gerard Piel (Presidente), Dennis Flanagan, Francis Bello, Philip Morrison, Judith Friedman, Brian P. Hayes, Paul W. Hoffman, Jonathan B. Piel, John Purcell, James T. Rogers, Armand Schwab, Jr., Jonathan B. Tucker y Joseph Wisnovsky

DIRECCION EDITORIAL DIRECCION ARTISTICA PRODUCCION DIRECTOR GENERAL

Dennis Flanagan
Samuel L. Howard
Richard Sasso
George S. Conn

INVESTIGACION Y CIENCIA

DIRECTOR REDACCION

Francisco Gracia Guillén
José María Valderas Gallardo (Redactor Jefe)
Encarna de Blas (Secretaria de Redacción)
César Redondo Zayas

PRODUCCION PROMOCION Y PUBLICIDAD

Elena Sánchez-Fabrés

PROMOCION EXTERIOR

Pedro Clotas Cierco

EDITA

Prensa Científica, S.A.
Calabria, 235-239
Barcelona-29 (ESPAÑA)

Colaboradores de este número:

Asesoramiento y traducción:

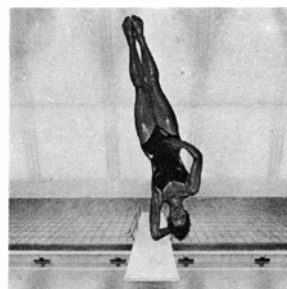
Guillermo Leira: *La seguridad de los reactores de fisión*; Pedro Pascual: *Estructura interna del protón*; Cristóbal Mezquita: *Enfermedades causadas por defectos en la comunicación intercelular*; Manuel Puigcerver: *La rotación de los cometas*; Manuel Losada: *El citocromo c y la evolución del metabolismo energético*; José M.^a Vidal: *Física del salto mortal y del salto en tirabuzón*; Joandomènec Ros: *Escarabajos cornudos*; Luis Bou: *Juegos matemáticos*; José E. Myro y Alicia Menéndez: *Taller y laboratorio*

Ciencia y Sociedad:

Antonio Blanco y José M.^a Tous

Libros:

César Gómez, Tomás Jimenez, José Luis Carretero y Luis Alonso



LA PORTADA

La figura de la portada es una vista frontal de una nadadora en el curso de ejecución de un salto mortal de vuelta y media con un giro completo en tirabuzón, partiendo de un trampolín de un metro de altura. Está basado en el estudio de una película cinematográfica del salto. Aunque en el momento representado el cuerpo de la nadadora está erguido, no se encuentra en posición vertical, lo que no deja de ser curioso. Una vez abandonado el trampolín, sobre el cuerpo no actúa ningún par de fuerzas para ocasionar rotaciones. (Los pares de fuerzas debidos al rozamiento en el aire son despreciables.) Como consecuencia cualquier pirueta que ejecute la nadadora debe realizarse con la condición de que se conserve el momento cinético: éste no puede ni aumentar ni disminuir. Los saltos mortales y en tirabuzón requieren que cambie la distribución de masas en el sistema representado por el cuerpo de la deportista. (Véase "Física del salto mortal y del salto en tirabuzón", por Cliff Frohlich.) En el salto mortal de vuelta y media con un giro en tirabuzón de portada se exige la inclinación de la atleta respecto a la vertical.

Suscripciones:

Prensa Científica, S.A.
Calabria 235-239
Barcelona-29 (España)
Teléfono 322 05 51 ext. 41

Condiciones de suscripción:

España:
Un año (12 números): 2200 pesetas
Extranjero:
Un año (12 números): 36 U.S.\$
Ejemplar atrasado ordinario:
225 pesetas
Ejemplar atrasado extraordinario:
340 pesetas

Distribución para España:

Distribuciones de Enlace, S.A.
Ausias March, 49, Barcelona-10

Distribución para los restantes países:

Editorial Labor, S.A.
Calabria, 235-239, Barcelona-29

Publicidad:

Madrid:
Gustavo Martínez Ovin
Avda. de Moratalaz, 137, Madrid-30
Tel. 430 84 81
Cataluña:
Miguel Munill
Balmes, 191, 2.^a, 2.^a, Barcelona-6
Tels. 218 44 45 y 218 40 86

Controlado
por O.J.D.



PROCEDENCIA DE LAS ILUSTRACIONES

Dibujo de la portada de Robert G. Alcorn

Página	Fuente	Página	Fuente
11-15	Dan Todd	45	Departamento de Micromorfología del Institut für Mikrobiologie de la Universidad de Göttingen (<i>arriba, izquierda y abajo</i>), Miguel Alonso (<i>arriba, derecha</i>)
16-17	Albert Miller	55	Richard G. W. Anderson, Universidad de Texas, Health Science Center at Dallas
18-22	Dan Todd	56-59	Ilil Arbel
27	CERN (<i>arriba</i>), Gabor Kiss (<i>abajo</i>)	60	I. D. Goldfine, Universidad de California en San Francisco
28-31	Gabor Kiss	62-64	Ilil Arbel
32	CERN	67	George Van Biesbroeck
33-35	Gabor Kiss	68-71	Walken Graphics
38	Ramón Parés y Jorge Lalucat	72	Walken Graphics (<i>arriba</i>), G. P. Bond (<i>abajo</i>)
39	Servicio de Microscopia Electrónica de la Universidad de Barcelona (<i>arriba</i>), Miguel Alonso (<i>abajo</i>)	74	Walken Graphics
40	Ramón Parés y Jorge Lalucat (<i>arriba</i>), Servicio de Microscopia Electrónica de la Universidad de Barcelona (<i>abajo, izquierda</i>) y Miguel Alonso (<i>abajo, derecha</i>)	76-87	George V. Kelvin
41	Miguel Alonso	90	Ben Rose
42	Servicio de Microscopia Electrónica de la Universidad de Barcelona	92-100	Patricia J. Wynne
43	Departamento de Micromorfología del Institut für Mikrobiologie, de la Universidad de Göttingen (<i>arriba</i>), Miguel Alonso (<i>abajo</i>)	103-105	Tom Prentiss
44	Servicio de Microscopia Electrónica de la Universidad de Barcelona (<i>arriba y abajo</i>), Miguel Alonso (<i>centro</i>)	106	Henry F. Howden, Universidad Carleton, Ottawa y Antonio Martinez
		108-109	Tom Prentiss
		112-118	Ilil Arbel
		121-122	Jearl Walker
		123-126	Michael Goodman

ISSN 0210-136X
Dep. legal: B. 38.999-76
Fotocomposición Tecfa
Guizpúzcoa, 36 (local 1) Barcelona-20
Cayfosa. Santa Perpetua de Moguda
Barcelona
Printed in Spain - Impreso en España

Copyright © 1980 Scientific American Inc., 415 Madison Av., New York, N.Y. 10017.

Copyright © 1980 Prensa Científica, S.A., Calabria, 235-239 - Barcelona-29 (España).

El nombre y la marca comerciales SCIENTIFIC AMERICAN, así como el logotipo distintivo correspondiente, son propiedad exclusiva de Scientific American, Inc., con cuya licencia se utilizan aquí.

Reservados todos los derechos. Prohibida la reproducción en todo o en parte por ningún medio mecánico, fotográfico o electrónico, así como cualquier clase de copia, reproducción, registro o transmisión para uso público o privado, sin la previa autorización escrita del editor de la revista.

Los autores

HAROLD W. LEWIS ("La seguridad de los reactores de fisión") es profesor de física de la Universidad de California en Santa Bárbara. Se graduó en la Universidad de Nueva York y obtuvo el grado de doctor en 1948 por la Universidad de California en Berkeley, donde fue alumno de J. Robert Oppenheimer. Después de enseñar durante algún tiempo en Berkeley, y de un año como miembro adscrito al Instituto para Estudios Avanzados de Princeton, entró a formar parte del equipo técnico de los Laboratorios Bell en 1951. Volvió a la vida académica en 1956, como profesor de física, primero en la Universidad de Wisconsin y más tarde en Santa Bárbara. En estos últimos años Lewis se ha dedicado a cuestiones técnicas relativas a la seguridad de los reactores nucleares. Presidió el "Grupo de estudio de la seguridad de los reactores de agua ligera" de la Sociedad Americana de Física, en 1975, y dos años más tarde fue nombrado presidente del "Grupo de revisión de la estimación de riesgos", comisión especial reunida por el Consejo de Seguridad Nuclear para revisar los resultados del anterior "Estudio de la seguridad de los reactores".

MAURICE JACOB y PETER LANDSHOFF ("Estructura interna del protón") son físicos teóricos, interesados por las interacciones de las partículas elementales a altas energías. Jacob es miembro permanente de la Organización Europea para Investigación Nuclear (CERN). De nacionalidad francesa, se graduó, en el año 1957, en la École Normale Supérieure de París y recibió el doctorado en ciencias en la misma institución en 1961. Ha estado en el CERN desde 1967. El trabajo de Jacob implica muchos contactos con físicos de otros países que están en los laboratorios que disponen de aceleradores, al tiempo que es miembro editor del *Physics Reports*. Landshoff, que profesa física matemática en la Universidad de Cambridge, obtuvo su doctorado en la Universidad de Cambridge en 1962 y ha sido becario del Christ's College desde 1963. Especialista en física de partones y en cromodinámica cuántica, es coautor, con A. J. F. Metherell, de *Simple Quantum Physics*.

RAMON PARES y JORGE LALUCAT ("Genes asesinos en bacterias de vida libre") son microbiólogos. Parés es catedrático de microbiología y director del departamento de esta especialidad en la

Facultad de Biología de la Universidad de Barcelona. Se doctoró en 1956 y desde entonces ha realizado una extensa labor de investigación, especialmente en el campo de la fisiología y genética bacterianas. Lalucat obtuvo el grado de doctor en 1977 con un trabajo sobre las bacterias del hidrógeno dirigido por el profesor Parés. Ha investigado también en colaboración con el profesor Schlegel, del Institut für Mikrobiologie de Göttingen, especialmente en relación a los *R- bodies* de la bacteria del hidrógeno denominada *2K1* y en la taxonomía y fisiología de otras bacterias del hidrógeno.

EDWARD RUBENSTEIN ("Enfermedades causadas por defectos en la comunicación intercelular") es vicedecano de Educación Médica para postgraduados y profesor de medicina clínica en la Universidad de Stanford, de cuyo claustro ha formado parte durante los últimos 25 años. Es editor-jefe de *Scientific American Medicine*, un nuevo texto de referencia para profesionales dedicados a la práctica médica, puesto regularmente al día. Desde que recibió el grado de doctor en medicina por la Universidad de Cincinnati en 1947, se ha dedicado fundamentalmente al estudio de la enfermedad tromboembólica y al desarrollo de nuevos métodos educativos y de comunicación en las ciencias médicas, tanto básicas como aplicadas. Su vieja afición por la física de las partículas ha motivado su actual proyecto de investigación consistente en el uso de las radiaciones del sincrotrón como técnica angiográfica.

FRED L. WHIPPLE ("La rotación de los cometas") es profesor jubilado de la Cátedra Phillips de Astronomía en la Universidad de Harvard y científico principal en el Observatorio Astrofísico Smithsonian, del que había sido director desde 1955 hasta su reciente jubilación. Marchó a Harvard en 1931, el mismo año en que recibió su doctorado en la Universidad de California en Berkeley. Continúa adscrito al Centro de Astrofísica del Harvard College Observatory y al Observatorio Astrofísico Smithsonian. Sus investigaciones, según él mismo escribe, "se centran en los procesos físicos en la evolución del sistema solar. Mi trabajo más reciente versa principalmente sobre los cometas, determinando los períodos de rotación de sus núcleos y evaluando la importan-

cia de esos resultados en relación con la naturaleza física de los cometas y su origen. También empleo considerables esfuerzos en aconsejar sobre misiones espaciales a los cometas y fomentarlas".

RICHARD E. DICKERSON ("El citocromo *c* y la evolución del metabolismo energético") enseña química en el Instituto de Tecnología de California. Graduado del Instituto Carnegie de Tecnología, obtuvo su doctorado en fisicoquímica por la Universidad de Minnesota en 1957. Después de un año de especialización postdoctoral en la Universidad de Cambridge y de otros cuatro como facultativo en la Universidad de Illinois, pasó al Cal Tech en 1963. Especialista en el análisis de rayos X de la estructura cristalina de las proteínas, es autor o coautor de seis libros de texto de química, bioquímica y biología.

CLIFF FROHLICH ("Física del salto mortal y del salto en tirabuzón") es sísmólogo en el Marine Science Institut en Galveston, Texas. Se trata de un laboratorio geofísico asociado a la Universidad de Texas en Austin. El autor fue iniciado a la vez en la física y en la práctica de los saltos de trampolín, tal como él mismo nos dice: "cuando en 1966 me encontraba estudiando el segundo curso en el Grinnell College y a pesar de una carrera no muy distinguida como saltador acabé obteniendo mi doctorado en física por la Universidad de Cornell en 1976. Mis investigaciones acerca de los saltos mortales y en tirabuzón comenzaron después de un accidente que sufrí en el trampolín. Esto me forzó a trasladar mi interés por los saltos en tirabuzón del mundo real al mundo académico".

WILLIAM G. EBERHARD ("Escarabajos cornudos") trabaja en la Universidad de Costa Rica y en el Smithsonian Tropical Research Institute en la zona del Canal de Panamá. Sus graduaciones las obtuvo por la Universidad de Harvard: se licenció en biología en 1965 y doctoró en 1969, éste último con una tesis sobre la ecología y el comportamiento de una araña argiópida. Desde 1969 a 1979 fue miembro de la facultad de la Universidad del Valle, en Colombia. Escribe: "Al empezar mis estudios en la facultad me di cuenta de lo increíblemente poco que se sabe acerca de la ecología y del comportamiento de los invertebrados, incluso en regiones comparativamente bien estudiadas como los Estados Unidos nororientales, y mucho menos en los trópicos. Desde entonces he dejado que en mayor o menor grado mi afición me dicte mis intereses de investigación".

Hace...

José M.^a López Piñero

...trescientos años

Falleció, probablemente en Verona, Isaac Cardoso. Judío de origen portugués, había adoptado el nombre de Fernando al convertirse al catolicismo. Estudió medicina en la Universidad de Salamanca y, más tarde, fue profesor en la de Valladolid y médico de cámara de Felipe IV. Hacia 1645 volvió de nuevo al judaísmo, por lo que se exilió, fijando su residencia en Venecia. Allí publicó, en 1673, la más importante de sus obras, titulada *Philosophia libera*. Las doctrinas físicas que expone en ella corresponden al "atomismo" defendido por el sacerdote francés Pierre Gassendi. Como este último, Cardoso, más que adscribirse a la física moderna, se inspira en ella para suplantar las formas aristotélicas por partículas o corpúsculos indivisibles que existirían en el vacío. Se trata de una concepción que intenta ofrecer una imagen cuantitativa del tiempo y del espacio, pero que descansa todavía fundamentalmente en los esquemas clásicos: "La doctrina atomista, aunque mal acogida por los filósofos vulgares, es considerada la más verdadera por los que filosofan con libertad, ya que juzgan que es la más antigua y la

que mejor explica las causas de las cosas y los fenómenos. La formuló por vez primera Demócrito y su maestro Leucipo, si damos crédito a Laercio...

"Los átomos son los principios mínimos e indivisibles de las cosas naturales, de los que éstas se componen y en los que finalmente se separan. Se llaman semillas de las cosas, elementos de primera magnitud, cuerpos primarios y, según los pitagóricos, unidades. Son corpúsculos sólidos, inasequibles a la experiencia, individuales, indivisibles, insensibles e invisibles; aunque son partes individuales, no son como los puntos matemáticos, sino sólidos y compactos, mínimos porque no pueden dividirse, irrompibles a causa de su exigüidad e invisibles por su pequeñez.

"La necesidad de estos átomos se basa en que, si la naturaleza no hace nada a partir de la nada ni lo revierte a la nada, resulta necesario recurrir a estas mínimas partículas o átomos, para no llegar al infinito, ya que, como son ingenerables e incorruptibles, permanecen siempre como principios de las cosas naturales".

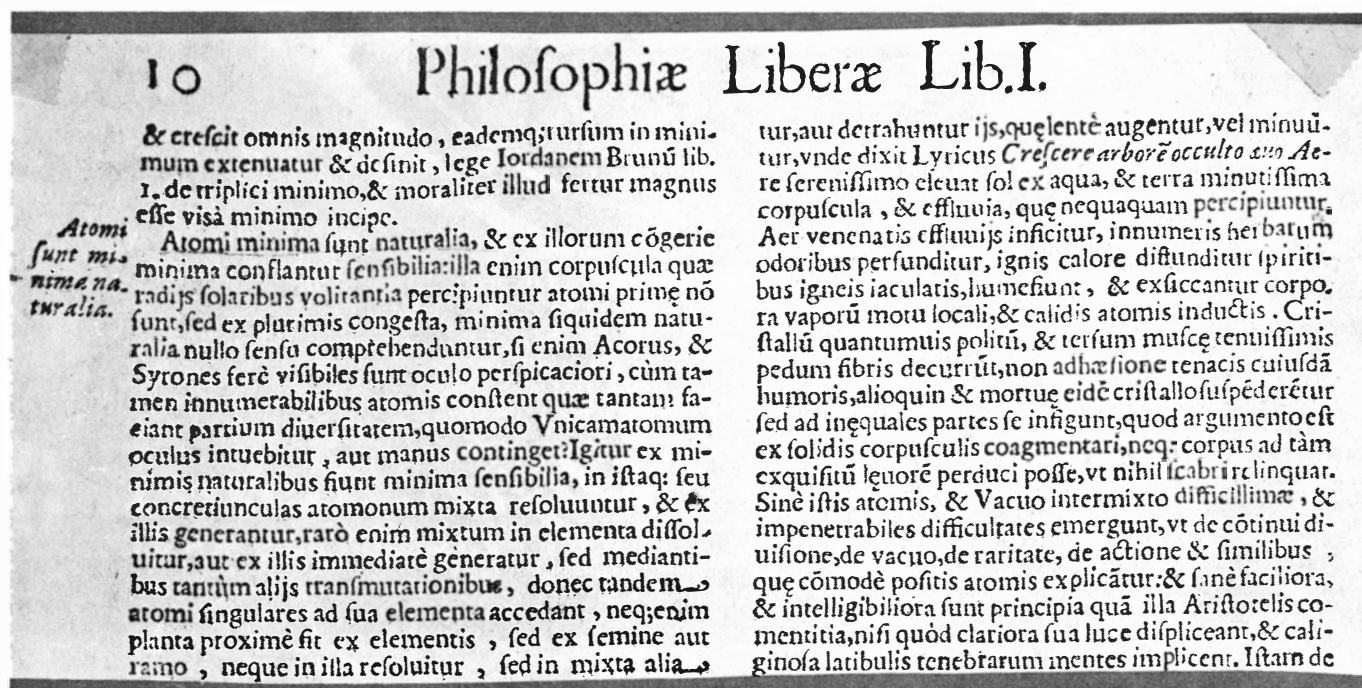
La modernidad de Cardoso ha sido exagerada por varios autores, demasiado impresionados por el título de su

libro y por su presentación como "ciudadano libre de la república de las letras". Solamente Thorndike ha subrayado debidamente sus limitaciones. Rebate los argumentos de los seguidores del heliocentrismo y defiende que la inmovilidad de la Tierra la demuestran los sentidos, la Sagrada Escritura y la razón. Expone la caída de los cuerpos como un movimiento uniformemente acelerado, de acuerdo con Galileo, Mersenne, Gassendi y Riccioli, pero continúa interpretando el movimiento de los proyectiles según las doctrinas aristotélicas. Basándose en el paralaje, abandona la concepción tradicional de los cometas, aunque los considera como señales divinas. La astrología, la magia natural y lo maravilloso ocupan un destacado lugar en su obra.

...doscientos años

Marchó a América Martín de Sessé y Lacasta. Nacido en la localidad oscense de Baraguas, se había formado como médico en Zaragoza. Su actividad científica, sin embargo, se desarrolló en el terreno de la historia natural.

Al llegar a América, durante cuatro años, sirvió como facultativo en diferentes barcos y guarniciones que operaban en las Antillas. Acabó asentándose en la ciudad de México, donde muy pronto consiguió una importante clientela y varios puestos de relieve, entre ellos, el de médico del Hospital del Amor de Dios. Concibió entonces el proyecto de orga-



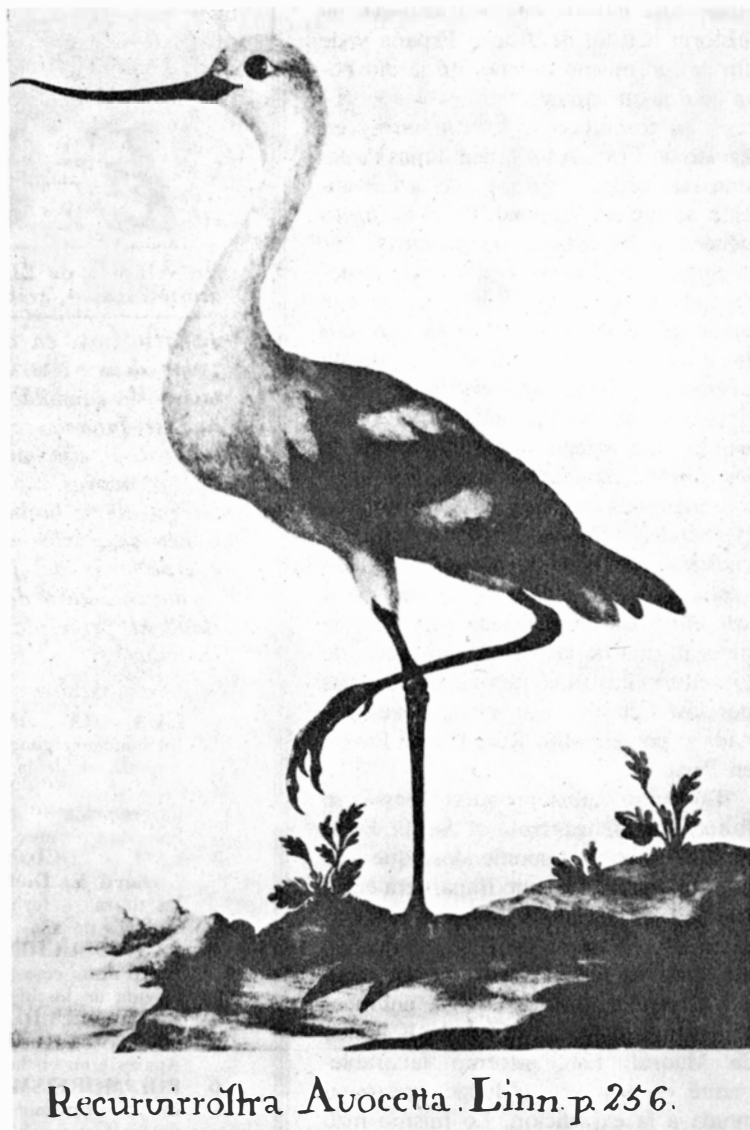
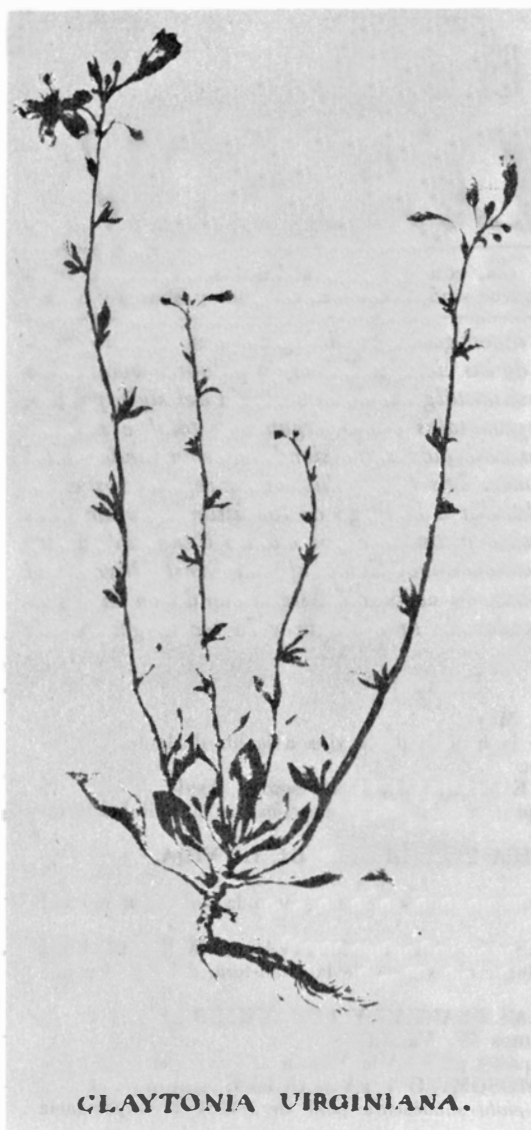
Página de la *Philosophia libera* (1673) de Isaac Cardoso dedicada a la doctrina atomista

nizar una expedición para estudiar la historia natural de Nueva España y de fundar, al mismo tiempo, un jardín botánico en su capital.

Sessé comunicó su idea al virrey en agosto de 1785. Año y medio más tarde, una real orden disponía que la expedición se hiciera realidad, "con el objeto general e importante de promover los progresos de las ciencias físicas, desterrar las dudas y adulteraciones que hay en la medicina, tintura y otras artes útiles y aumentar el comercio". La misma disposición fijaba también, como objetivo especial, "suplir, ilustrar y perfeccionar, con arreglo al estado actual de las mismas ciencias naturales, los escritos originales que dejó el Dr. Francisco Hernández". De esta forma, la gran expedición científica del siglo XVI quedó explícitamente asociada a la que iba a ser, entre las consagradas a la historia natural, una de las más importantes de la centuria ilustrada, junto a las dirigidas por José Celestino Mutis en Nueva Granada y por Hipólito Ruiz y José Pavón en Perú.

Tal como había propuesto Sessé, se fundó simultáneamente el Jardín Botánico de México, disponiéndose que una cátedra anexa al mismo impartiera enseñanza de la disciplina. Antes de dirigirse al virrey, en enero de 1785, el médico aragonés se había puesto en contacto con Casimiro Gómez Ortega, entonces profesor primero en el Jardín Botánico de Madrid. Este informó favorablemente el proyecto y luego prestó su ayuda a la expedición. Lo mismo hizo Antonio Palau Verdera, profesor segundo en el mismo centro, y más tarde, Antonio José Cavanilles. Sessé tenía conciencia de que era un autodidacta como naturalista, por lo que pidió a Gómez Ortega que enviase a México uno de los mejores discípulos. Al mismo tiempo que Sessé era designado director de la expedición, Vicente Cervantes fue, en efecto, nombrado primer catedrático de botánica de México.

La expedición estaba integrada, además, por José Longinos Martínez como naturalista y director, por un botánico, un farmacéutico, dos dibujantes y personal auxiliar. Más tarde, se incorporaron dos mexicanos discípulos de Cervantes: José Mariano Mociño y José Maldonado. Los trabajos se iniciaron en 1788 y terminaron en 1802. Hasta 1791, se realizaron tres grandes excursiones generales, que cubrieron básicamente los territorios centrales de Nueva España. A partir de esa fecha, grupos concretos exploraron otras zonas más o menos cercanas. Longinos partió de California y por la costa sur llegó a Guatemala,



Láminas botánica y zoológica procedentes de la expedición científica dirigida por Martín Sessé

donde fundó un gabinete de historia natural, para terminar en Yucatán, muriendo en Campeche el año 1802. Mociño hizo, entre otros, su famoso viaje de Nutka. El propio Sessé, estudió las islas de Cuba y Puerto Rico.

En 1803, Sessé volvió a España con casi treinta cajones que contenían los materiales reunidos en la expedición. La parte más importante correspondía a la botánica, con un herbario de unas tres mil quinientas plantas, de las cuales más de la mitad eran desconocidas para los botánicos europeos. En lo que respecta a la zoología, destacaban las descripciones y dibujos de quinientas especies de aves y casi trescientas de peces, entre las cuales muchas no habían sido estudiadas hasta entonces.

Sessé únicamente llegó a publicar una *Oración inaugural* de la nueva cátedra de botánica (1788). Quedaron inéditos los manuscritos que recogían los resulta-

dos de la expedición. Dos de ellos se publicaron a finales del siglo XIX bajo los nombres de Sessé y Mociño.

...cincuenta años

Se jubiló Telesforo Aranzadi Unamuno, tras treinta y cinco años de fecunda docencia universitaria. Nacido en Vergara, Aranzadi se doctoró en ciencias naturales y farmacia por la Universidad de Madrid. En 1895, ganó por oposición la cátedra de mineralogía y zoología de la Facultad de Farmacia de Granada, que desempeñó hasta 1907, la fecha en la que pasó a ocupar la cátedra de botánica de la Facultad de Farmacia de Barcelona. En esta última universidad, explicó después antropología, desde 1920 hasta su jubilación.

Aranzadi publicó trabajos sobre temas zoológicos y botánicos, alguno de ellos tan notable como el titulado *Setas*

u hongos del País Vasco (1897). No obstante, fue ante todo un antropólogo. Se ocupó de cuestiones etnográficas, pero cultivó principalmente la antropología física y, dentro de ella, la antropometría. Entre sus estudios sobre esta última disciplina, de la que fue una autoridad de prestigio internacional, destacan los que dedicó al pueblo vasco a partir de 1889, sus investigaciones de los índices cefálico y nasal en cráneos españoles (1892), el excelente manual titulado *Antropometría* (1903) y la monografía *Unidades y constantes de la crania hispánica* (1911). Publicó artículos sobre temas de antropología física, sobre todo en los *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural* y en el *Archiv für Anthropologie*. Junto a Luis Hoyos Sainz, con el que colaboró en diversos estudios, fue autor de la ambiciosa síntesis, en cuatro volúmenes, *Lecciones de Antropología* (1899-1900).

La seguridad de los reactores de fisión

En términos generales son muy seguros. Sin embargo, el accidente de Three Mile Island confirmó que las decisiones sobre el futuro de los reactores de fisión exigen mayor fiabilidad de los métodos cuantitativos de estimación de riesgos

Harold W. Lewis

En los principios de la era nuclear, al final de los años 40 y al comienzo de los 50, estuvo de moda la idea de que la ciencia, al "romper el átomo", había iniciado una nueva era de energía abundante y barata. La exageración de tal euforia se reflejaba en afirmaciones tales como que la electricidad pronto sería tan barata que no valdría la pena de usar contadores; pero conviene recordar que los norteamericanos habían sido preparados para el advenimiento de la energía nuclear, en una u otra forma, por toda una generación de ciencia ficción. Incluso desde la perspectiva actual es difícil imaginar cómo se podría haber previsto que las dos décadas siguientes traerían consigo una oposición tan generalizada a la tecnología y, como subproducto, la gran controversia sobre la conveniencia de la energía nuclear. En este artículo se tratará uno de los aspectos de tal controversia.

Los resultados de encuestas y consultas populares siguen demostrando que la mayoría de los norteamericanos ve con buenos ojos una continuación del desarrollo de la energía nuclear, en especial cuando se les enfrenta honradamente con las demás alternativas. No obstante, una minoría numerosa, inquieta y activa, continúa planteando tres cuestiones importantes: la posible relación entre los reactores de las centrales nucleares y la proliferación del armamento nuclear, la eliminación a largo plazo de los residuos radiactivos y la seguridad de la generación actual de reactores de "agua ligera". El hecho de que el armamento nuclear llegue a estar al alcance de grupos potencialmente peligrosos es un problema político con algunos ingredientes técnicos. La eliminación de los residuos radiactivos es un problema que admite diversas soluciones técnicas, sin que hasta ahora se haya adoptado ninguna, en parte debido a la dificultad de la elec-

ción y en parte a motivos políticos y sociales. La seguridad de los reactores, por el contrario, se presenta como un problema puramente técnico; pero, desgraciadamente, no es así.

En primer lugar, es raro el debate sobre la seguridad de los reactores que no deje traslucir algo de la inquietud que frecuentemente acompaña la introducción de una tecnología nueva y poco conocida. Este fenómeno social parece haber sido, por ejemplo, una de las razones de la transformación de muchos antiguos grupos pacifistas en grupos antinucleares, y puede también explicar, quizá, por qué ciertos ecologistas prefieren quemar carbón en lugar de despedazar átomos. Estas actitudes públicas tienen muy poco que ver con los problemas específicamente técnicos que encierra la obtención de energía eléctrica, por procedimientos relativamente seguros, a partir del calor liberado por las reacciones de fisión.

En segundo lugar, el estudio de la seguridad de los reactores debe tomar en consideración el factor humano como elemento fundamental. Las actuaciones y decisiones de los operadores de reactores son importantes no sólo cuando hay que enfrentarse con un accidente, sino también cuando se trata del control de calidad, el mantenimiento de equipos, la seguridad industrial y la dudosa predisposición de las empresas eléctricas a gastar dinero en precauciones de seguridad. Tan es así que en el informe de la Comisión presidencial de los Estados Unidos sobre el accidente de Three Mile Island, presidida por John G. Kemeny, del Dartmouth College, hubo poco que decir con respecto a posibles perfeccionamientos del proyecto o a la construcción de los reactores de agua ligera y, en cambio, se hizo una incisiva denuncia de todas las personas relacionadas con la garantía de la seguridad del reactor,

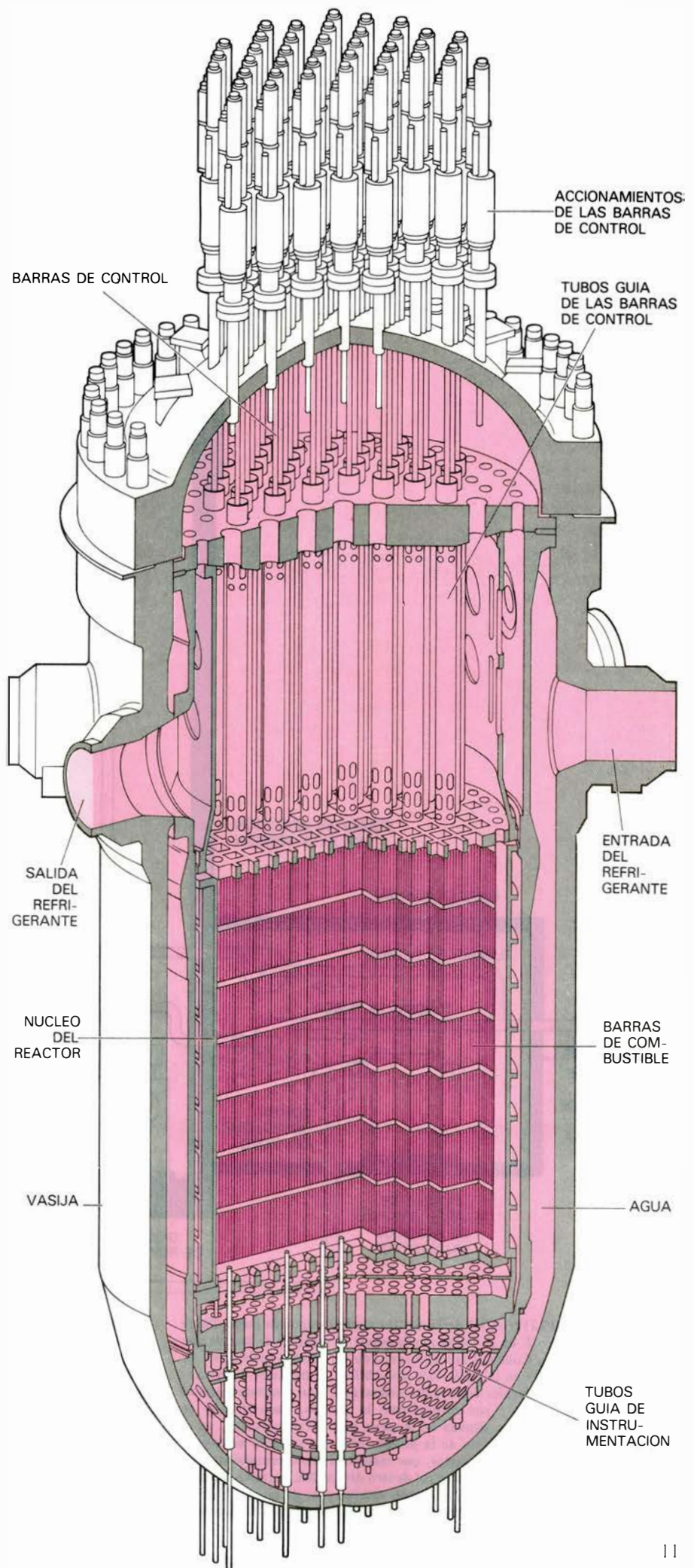
desde los fabricantes de equipos hasta los miembros y funcionarios del Consejo de Seguridad Nuclear (Nuclear Regulatory Commission - NRC), incluyendo a los directores de las empresas eléctricas. El informe Kemeny afirmó que era imprescindible un cambio de actitud mental para garantizar la seguridad de los reactores; como consecuencia subrayó problemas tales como el adiestramiento y preparación de los operadores, el estricto cumplimiento de la normativa sobre seguridad, la capacidad de la dirección en la NRC, los planes de emergencia frente a accidentes, la defectuosa organización de las salas de control y otros semejantes. El informe se caracterizó por la ausencia de recomendaciones técnicas concretas encaminadas a perfeccionar la seguridad de los reactores. Esta omisión se puede atribuir, en parte, al hecho de que aquellas modificaciones técnicas cuya necesidad era evidente después del accidente habían sido ya emprendidas por la NRC y la industria. Es cierto, sin embargo, que la orientación del informe Kemeny indicaba que, para garantizar la seguridad de los reactores, era necesario tener en cuenta aspectos no técnicos muy importantes.

¿Cuánta seguridad es la suficiente? La mayoría de la gente no exige vivir en una sociedad exenta de peligros, pero en general se resiste a enfrentarse con riesgos que no comprende enteramente y cuyos límites son difíciles de conocer. Es casi imposible establecer una comparación entre riesgos y beneficios cuando ambos se miden en unidades diferentes y el problema está rodeado de un clima de apasionamiento; por otra parte, nuestra estructura social no es la adecuada para resolver problemas que combinan elementos técnicos y sociales, ni nuestras instituciones se han proyectado con esta intención. Como

consecuencia se ha prestado una mayor atención a la evaluación de la seguridad, independientemente de los procedimientos para garantizarla, de lo que se habría hecho si únicamente se hubiese pretendido mejorar una relación entre el riesgo y el beneficio. El resultado es que, por ahora, no existe una meta cuantitativa para la seguridad de los reactores; en su lugar parece que se acepta tácitamente el principio de que es bueno todo lo que aumente la seguridad. Evidentemente, esto no es una regla general en la vida ordinaria, ya que si lo fuese nadie se levantaría de la cama por las mañanas, pero es un procedimiento cómodo de soslayar el problema fundamental.

Históricamente los reactores pueden ser considerados de una seguridad absoluta, ya que ningún miembro de la población ha sido nunca lesionado por un accidente en un reactor comercial, incluido el de Three Mile Island. La expresión "de una seguridad absoluta" es evidentemente una broma, pero es cierto el hecho de que un accidente con conse-

REACTOR DE AGUA A PRESION del tipo de los de la central de Three Mile Island, representado en este corte en sección. El núcleo del reactor contiene normalmente unas 100 toneladas de óxido de uranio de bajo enriquecimiento, encerrado en decenas de millares de barras de combustible. Los elementos de combustible van encerrados en una vasija de acero resistente a la presión, que mide unos cuatro metros de diámetro por 10 de altura. El reactor que se representa aquí se ha proyectado para ser refrigerado por medio de dos circuitos de agua independientes; en cada uno de los cuales se hace pasar agua sobrecalentada a alta presión a través de un generador de vapor, donde transmite el calor a un circuito secundario, el cual a su vez conduce el vapor hasta un turbogenerador convencional. (El agua ordinaria utilizada para moderar, o frenar, los neutrones de alta velocidad emitidos en el núcleo se denomina normalmente agua ligera para distinguirla del óxido de deuterio, agua pesada, que se utiliza como moderador en otro importante tipo de reactores.) Las barras de control tienen por misión regular la reactividad del núcleo durante el funcionamiento normal, uniformizar el quemado gradual del combustible y parar el reactor en caso de emergencia. En el accidente de Three Mile Island del mes de marzo de 1979, el mecanismo de accionamiento de las barras de control funcionó correctamente y detuvo la reacción en cadena ocho segundos después del comienzo del accidente; sin embargo, debido a una sucesión de errores humanos unida a fallos de equipos fundamentales, se cortó posteriormente el agua de refrigeración del núcleo, dejando los elementos de combustible al descubierto durante varias horas; entre tanto el calor residual generado por la desintegración de los productos de fisión radiactivos contenidos en el combustible produjo importantes desperfectos en el núcleo, y el hidrógeno gaseoso, generado como resultado de la oxidación del circonio de las vainas de las barras de combustible por el vapor de agua, se acumuló en la parte superior de la vasija, haciendo temer que la "burbuja de hidrógeno" así formada pudiese hacer explosión. Se sabe ahora, sin embargo, que nunca fue posible tal explosión dentro de la vasija del reactor, debido a que la cantidad de oxígeno libre en ella era extraordinariamente pequeña.

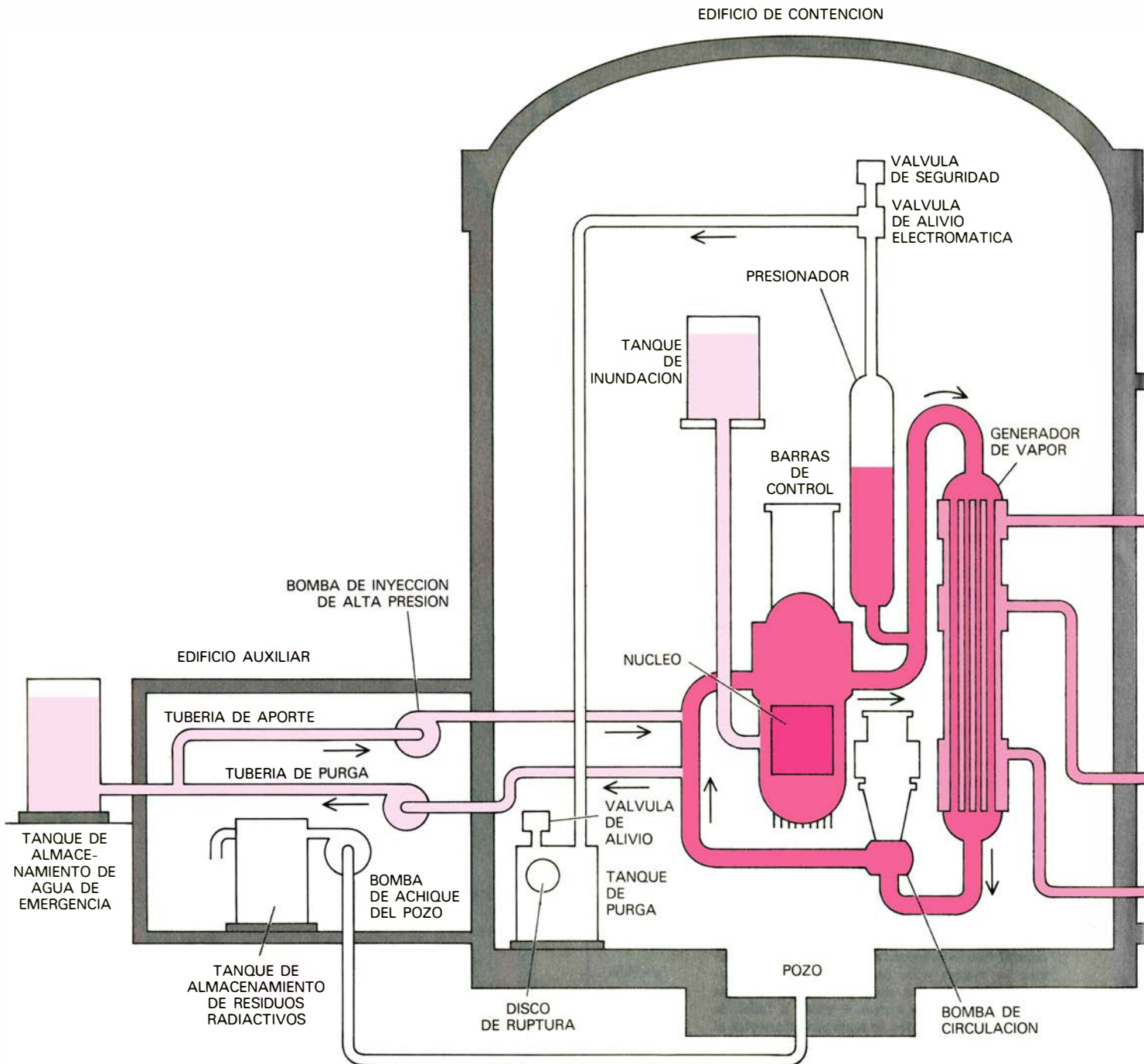


cuencias para la población es un suceso tan extremadamente improbable que no ha sido registrado por los actuarios. El que un hipotético accidente en un reactor tenga una probabilidad muy baja, pero unas consecuencias potencialmente muy graves, obliga a analizar la seguri-

dad fundándose en cálculos teóricos, a falta de una experiencia real. Ello plantea problemas especiales; pero antes de discutir estos problemas me parece que es conveniente revisar brevemente lo que son los reactores nucleares.

Casi todos los reactores de fisión exis-

tentes en los Estados Unidos son de un tipo que utiliza el agua corriente para moderar, o frenar, los neutrones de alta velocidad liberados por las reacciones de fisión que tienen lugar en el núcleo del reactor. (A estos reactores se les llama reactores de agua ligera para distinguir-



ESQUEMA SIMPLIFICADO de la central nuclear conocida como Three Mile Island, número 2, en el que se puede seguir la sucesión de hechos que condujo al accidente. Comenzó con el disparo de las bombas principales de alimentación, situadas en la parte baja del edificio de turbinas, interrumpiendo la extracción de calor del circuito primario. Como resultado empezó a subir la temperatura y por consiguiente la presión, haciendo que se abriese la válvula de alivio situada en la parte alta del presionador, en el circuito primario; el incremento de la presión hizo que también actuase el mecanismo de DISPARO del reactor, que inmediatamente cumplió su función de introducir las barras de control dentro del núcleo, parando el reactor. Sin embargo, en este instante dos cosas estaban mal sin que lo supiesen los operadores: (1) dos válvulas de paso situadas en las tuberías de descarga

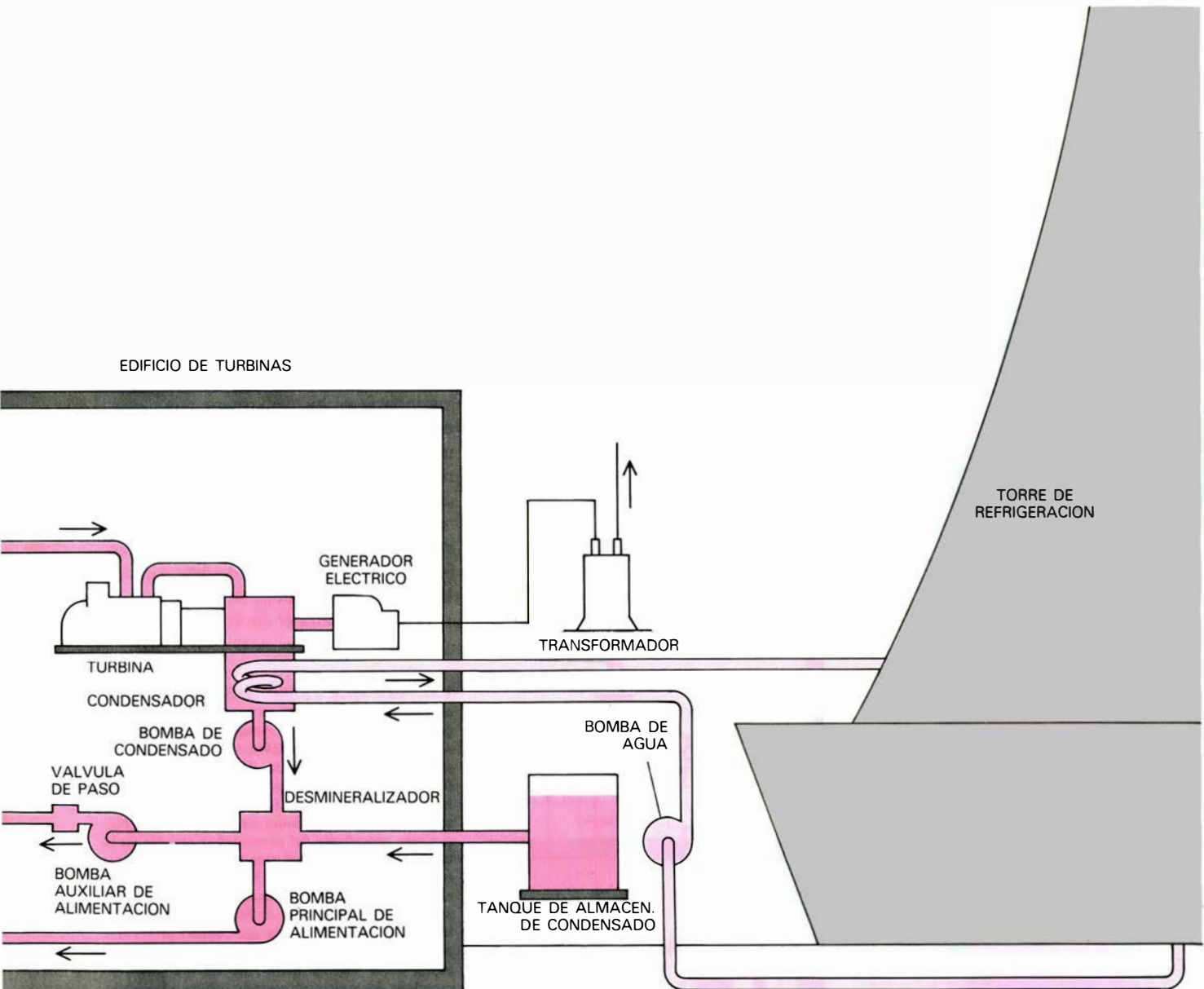
de las bombas de alimentación de emergencia, que tenían que estar permanentemente abiertas durante el funcionamiento de la planta, habían quedado inadvertidamente cerradas en algún momento anterior al accidente, de manera que los generadores de vapor se quedaron sin agua de alimentación y se vaciaron; (2) todavía más importante, la válvula de alivio de presión del circuito primario no se había cerrado a los 15 segundos, como se suponía al haber descendido la presión por debajo del valor correspondiente, creando una fuga oculta en el circuito primario. Las válvulas de paso cerradas en las tuberías de alimentación de emergencia se descubrieron y se abrieron unos ocho minutos después de iniciado el accidente, probablemente a tiempo para evitar averías en la instalación, pero no se descubrió ni cerró la válvula de alivio defectuosa hasta transcurridas casi dos horas y media desde el primer

los del tipo que utiliza como moderador el óxido de deuterio, llamado habitualmente agua pesada.) A su vez, los reactores de agua ligera se clasifican en reactores de agua a presión y reactores de agua en ebullición. La mayoría de los reactores de agua ligera en funciona-

miento son del tipo de agua a presión, el cual es comercializado por cuatro suministradores: Babcock & Wilcox Company, Combustion Engineering Inc., Westinghouse Electric Corporation y General Electric Company, mientras que solamente una empresa, General

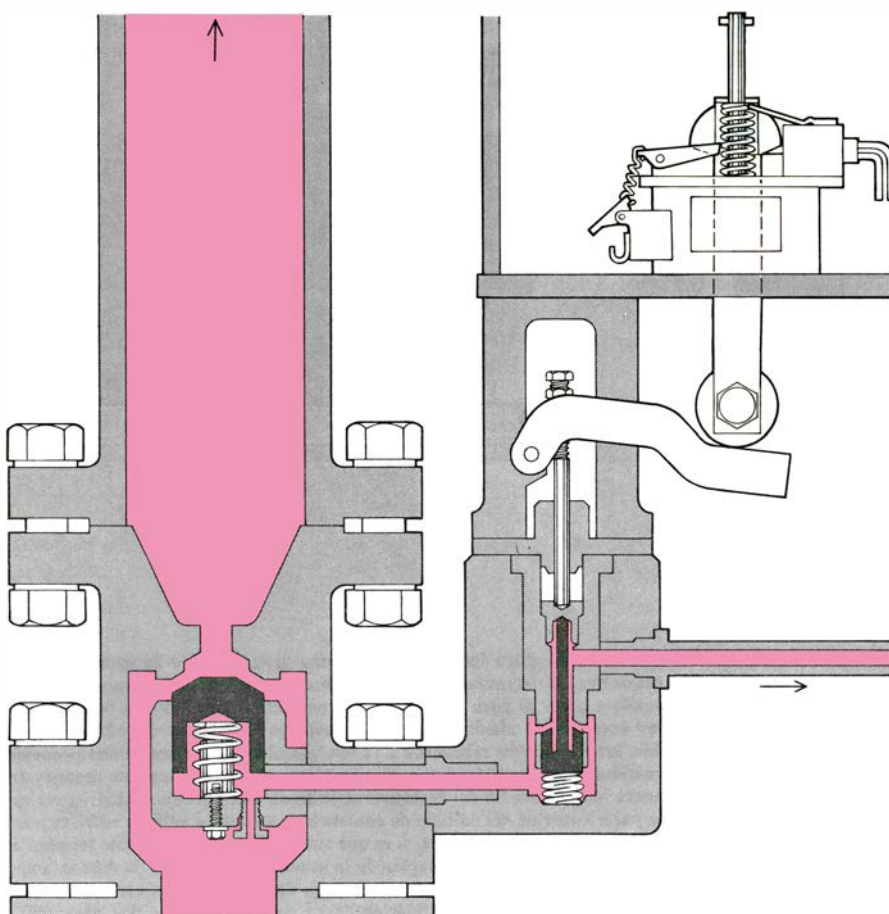
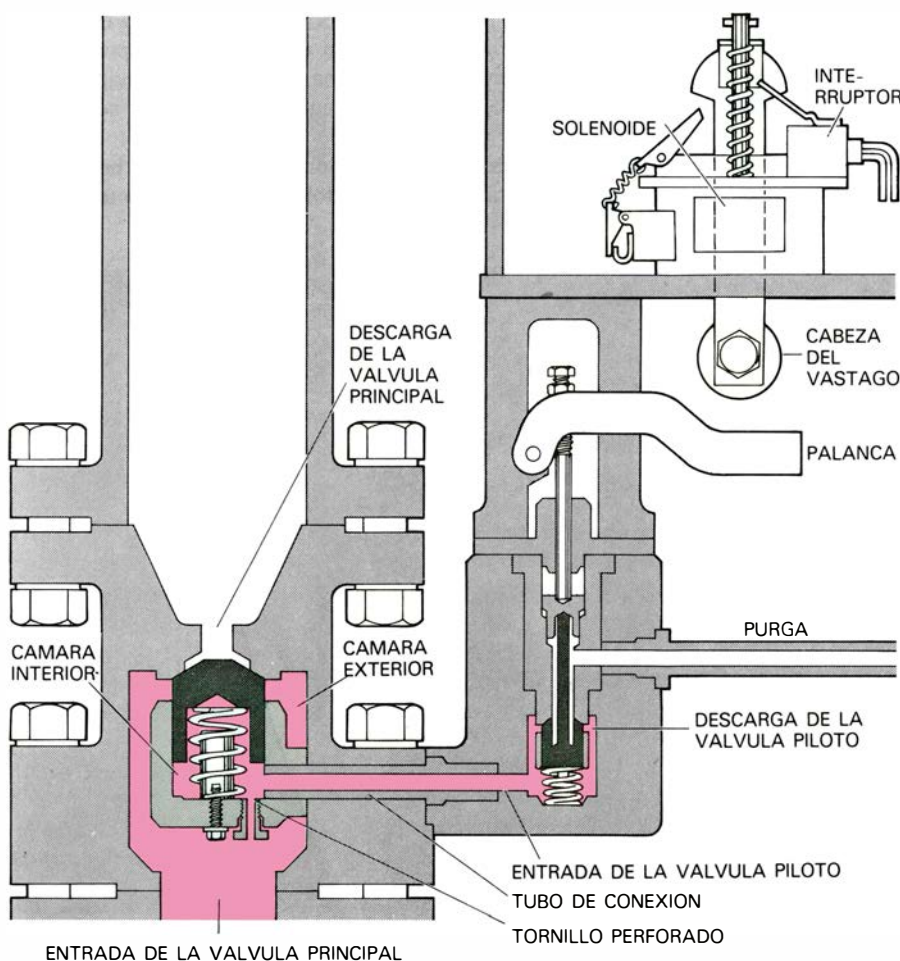
Electric Company, suministra el reactor de agua en ebullición. La exposición se referirá a partir de ahora principalmente al tipo de agua a presión, por ser el más corriente.

La economía de escala ha hecho que estos reactores hayan aumentado pro-



incidente. Los operadores creyeron equivocadamente que tenían demasiada agua en el circuito primario, cuando en realidad ocurría todo lo contrario, y actuaron de forma que agravaron más el problema en lugar de corregirlo. Pararon el sistema de refrigeración de emergencia del núcleo, que había funcionado con toda corrección arrancando automáticamente a los dos minutos de iniciado el accidente, sin que llegase a estar en servicio más que un par de minutos; más tarde también pararon las cuatro bombas de circulación del circuito primario, reduciendo todavía más la capacidad del sistema para extraer el calor del núcleo. Como resultado directo de estas actuaciones se produjeron en el núcleo desperfectos de magnitud desconocida, durante el intervalo iniciado alrededor de una hora y media después del principio del accidente. La fuga de refrigerante a través de la válvula de alivio

defectuosa también fue causa de que una gran cantidad de agua, en parte radiactiva, se derramase a través del disco de ruptura del tanque de purga, yendo a parar al pozo del edificio de contención, de donde fue bombeada a los depósitos de almacenamiento de residuos radiactivos del edificio auxiliar; estos depósitos rebosaron a su vez, permitiendo la fuga de una pequeña cantidad de radiactividad al medio ambiente. Aproximadamente después de nueve horas y media del accidente se inflamó una burbuja de hidrógeno en la parte superior del edificio de contención, sin que el edificio sufriese más que daños poco importantes, si es que sufrió alguno. El accidente terminó a las 16 horas, pero la eliminación de la atmósfera radiactiva, la descontaminación de los materiales y el desmontaje de los elementos averiados en el reactor mantendrán la instalación fuera de servicio unos dos años más.



gresivamente de tamaño en los últimos años, de tal manera que los que ahora se proyectan y construyen producen más de 1000 megawatt de potencia eléctrica por reactor, a partir de 3000 megawatt de calor liberado por las reacciones de fisión en el núcleo. En números redondos el núcleo contiene 100 toneladas de óxido de uranio enriquecido, encerrado en decenas de miles de barras de combustible ordenadas en un retículo. El uranio se enriquece a partir de la concentración natural de 0,7 por ciento del isótopo fisionable uranio 235 hasta aproximadamente el 3 por ciento. El núcleo está encerrado en una vasija de acero, que normalmente tiene unos pocos metros de diámetro y 10 metros de altura, y paredes de varias decenas de centímetros de espesor. El núcleo se refrigera por medio de dos o más circuitos de agua independientes; esta agua (a una presión de aproximadamente 140 kilogramos por centímetro cuadrado) transporta el calor y lo transmite al circuito secundario en los generadores de vapor, donde se produce el vapor que alimenta una turbina de vapor convencional. (El reactor de agua en ebullición carece de circuito intermedio, por lo que utiliza directamente el calor del reactor para producir el vapor de alimentación de la turbina.) El sistema completo viene a costar 1000 millones de dólares.

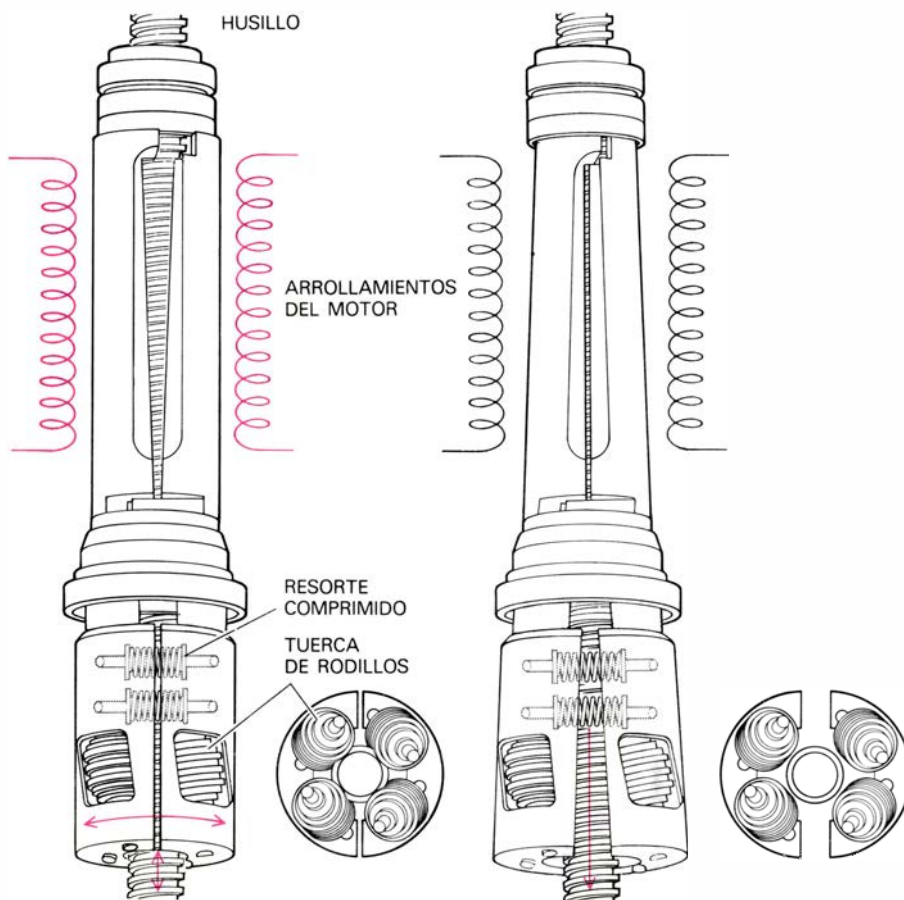
Lo mismo para el control que para la

VALVULA QUE FALLO cuando debía volver a cerrarse en los primeros momentos del accidente de Three Mile Island. En este diagrama aparece representada en dos posiciones: cerrada (*arriba*) y abierta (*abajo*). La válvula, llamada válvula Electromatic por su fabricante, Industrial Valve and Instrument Division of Dresser Industries, Inc., se proyectó para funcionar de la forma siguiente: el vapor procedente del presionador penetra en la válvula por la parte inferior y pasa a la cámara exterior entre la caja y la linterna; el vapor penetra también en la cámara interior de la linterna a través de un orificio en un tornillo; la presión en las dos cámaras es la misma cuando la válvula piloto cierra el paso de la válvula principal a la purga de la válvula piloto. La válvula piloto se mantiene normalmente cerrada debido a la actuación del resorte y a la presión del vapor dentro de su caja, y se abre por medio de una palanca empujada por el vástago de un solenoide situado encima. Al abrirse la válvula piloto el vapor escapa de la cámara interior de la válvula principal a través del tubo de conexión y la purga de la válvula piloto, con mayor velocidad que con la que puede entrar a través del orificio del tornillo; el desequilibrio de presiones resultante entre las dos cámaras de la válvula principal produce una fuerza que mueve el obturador de ésta hacia abajo, dejando pasar el vapor a la tubería de descarga. El solenoide se activa por medio de un sistema de control que puede operar en forma manual o automática. En la planta de Three Mile Island la posición de la válvula sólo se detectaba por medio de una lámpara piloto, en el cuadro de control, que indicaba si el solenoide estaba activado, y se suponía que el estado del solenoide coincidía con la posición de la válvula.

seguridad del reactor es fundamental el hecho de que el núcleo atómico que experimenta la fisión no produce instantáneamente todos los neutrones necesarios para mantener la reacción en cadena (al principio de la irradiación del combustible los núcleos atómicos que se fisionan son exclusivamente los de uranio 235, pero a medida que progresa la irradiación hay una contribución cada vez más importante de los núcleos de plutonio producidos en las reacciones nucleares). La emisión de aproximadamente el 1 por ciento de los neutrones se retarda intervalos de tiempo comprendidos entre una fracción de segundo y casi un minuto, respecto al instante de la fisión, y como consecuencia es posible controlar la reactividad de un reactor en funcionamiento normal utilizando sistemas de control con tiempos de respuesta del orden de segundos.

Un reactor se opera normalmente de tal manera que los neutrones instantáneos no puedan mantener la reacción en cadena por sí solos, sino únicamente en conjunto con los neutrones retardados. El control solamente puede ejercerse sobre los neutrones retardados, por lo que una situación en la que el reactor llegase a ser "crítico instantáneo" podría ser desastrosa (aun así, es físicamente imposible que un reactor de una central haga explosión como una bomba atómica, lo cual es una idea que resulta especialmente difícil de difundir). Las barras de control tienen por misión controlar la reactividad durante la operación normal, uniformizar el quemado gradual del combustible y parar el reactor en caso de emergencia (deteniendo la reacción en cadena); esta última operación se conoce con el nombre de DISPARO. Si en una situación de emergencia no se produce el "disparo" las consecuencias pueden ser extremadamente serias, pero esto hasta ahora nunca ha sucedido.

Lo peligroso de un reactor nuclear está en su contenido de residuos radiactivos, unido a la posibilidad de que pueda escapar en parte al exterior del sistema de contención. El reactor comienza su operación con un nivel de radiactividad relativamente bajo, pero va acumulando gradualmente productos de fisión radiactivos dentro de las barras de combustible. Si un reactor ha funcionado a plena carga durante más o menos un año, contendrá del orden de 10.000 millones de curie, cantidad cuyo significado se puede comprender recordando que cuando se definió originalmente el curie se pretendía que representase la radiactividad de un gramo de radio. Por consiguiente, el contenido de residuos radiactivos es, aproximada-



MECANISMO DE "DISPARO" integrado en el sistema de arrastre de las barras de control de un reactor de agua a presión representado en la figura antes (izquierda) y después (derecha) de un disparo. Normalmente, las barras de control se mueven en haces arrastrados dentro y fuera del núcleo por un vástago, conectado al rotor de un motor eléctrico especial por medio de una tuerca formada por cuatro rodillos (tornillos sin fin); la rotación del conjunto mueve el husillo de arrastre del vástago de las barras arriba y abajo durante la operación normal del reactor. Cuando se produce una emergencia se desactiva el campo magnético, que mantenía el rotor abierto, y éste se cierra (ayudado inicialmente por un resorte), la tuerca de rodillos se desembraga del husillo y las barras de control caen por gravedad a su posición de introducción completa en el núcleo, ocasionando la parada inmediata del reactor. El sistema de "disparo" de un reactor no ha fallado nunca en caso de emergencia. (Ilustración de Dan Todd.)

mente, equivalente a 10.000 toneladas de radio y el objetivo fundamental de la seguridad de los reactores es impedir la dispersión de esta radiactividad en la biosfera.

Un reactor nuclear es una máquina muy compleja, por lo que en la época en que se comenzaron a desarrollar se creyó que el cálculo de las probabilidades de que se produjese un accidente estaba por encima de las posibilidades de la técnica. Por esta razón, las tentativas iniciales se concentraron principalmente en calcular las consecuencias más graves que podría tener para la población un hipotético accidente serio; en seguida se comprobó que sus efectos podrían ser realmente muy grandes, en especial por la falta de base para estimar la probabilidad del accidente hipotético (la importancia de esta cuestión es algo ampliamente admitido después del accidente de Three Mile Island). En todo caso, hasta hace seis años no se había

hecho ningún intento serio de calcular, a la vez, la probabilidad y las consecuencias de un accidente grave.

Consideremos ahora qué es lo que se sabe de los efectos perjudiciales de la radiación sobre la salud de los seres humanos, mucho menores de lo que tan a menudo se afirma, aunque la cuestión no esté todavía dilucidada del todo; la situación viene a ser la siguiente: Las grandes dosis de radiación, del orden de 500 a 600 rem (un rem es una unidad de medida de la exposición a la radiación, que establece la equivalencia de un roentgen en daño somático), son fatales para aproximadamente la mitad de la población expuesta, pero solamente muy pocas personas estarían expuestas a dosis tan grandes incluso en el accidente más grave imaginable. Lo más preocupante realmente son las dosis mucho más pequeñas, pero recibidas por un gran número de personas; en este caso la situación está bastante menos clara y las consecuencias (cánceres latentes y

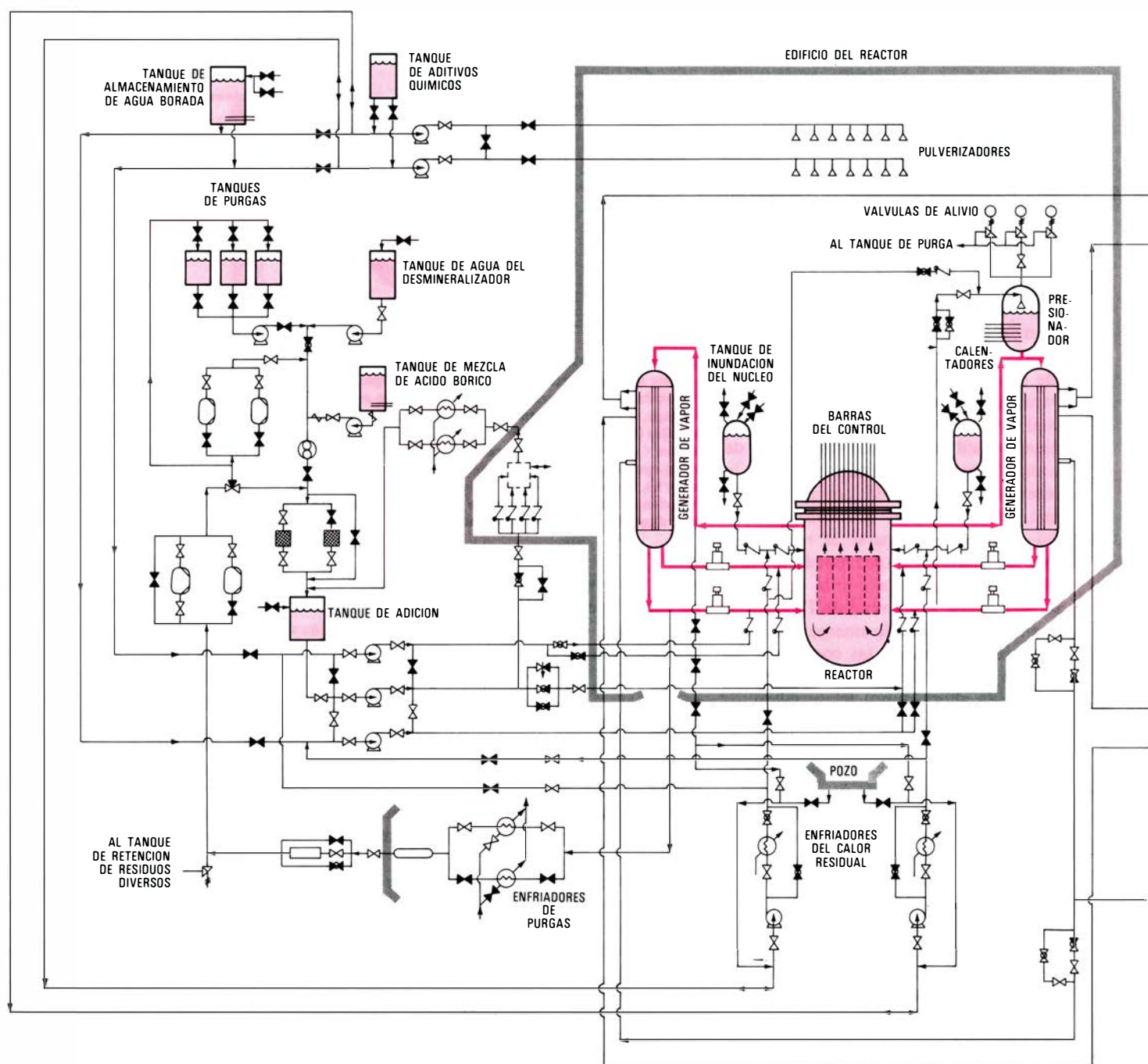
anomalías genéticas) son muy distintas. No obstante, hay una coincidencia razonable en las opiniones de los expertos respecto a que el principal problema son los cánceres latentes, que se manifiestan en un periodo entre 30 y 40 años después de la exposición, y en los que la frecuencia de aparición es aproximadamente de un caso mortal por cada 10.000 rem-hombre de exposición.

Según este procedimiento de análisis, conocido como hipótesis de linealidad, las exposiciones se suman sin más, independientemente del número de personas expuestas, la duración de la exposición,

las dosis recibidas o cualquier otro factor. No está claro que la hipótesis de linealidad sea correcta, pero debido a que simplifica en gran medida los cálculos es muy utilizada como punto de partida de cara al público. Generalmente los expertos están de acuerdo (con pocas discrepancias) en que la hipótesis de linealidad representa un límite superior del daño producido por pequeñas dosis de radiación, aunque hay una minoría numerosa y respetada, quizás incluso mayoría, que opina que conduce a estimaciones exageradas. Aunque el problema no está resuelto, parece que utilizar la hipó-

tesis de linealidad puede ser una medida prudente y precavida.

Este es el criterio adoptado hasta ahora, por ejemplo, por el Comité asesor sobre los efectos biológicos de las radiaciones ionizantes (comité BEIR) de la Academia Nacional de Ciencias, principalmente debido a que al disminuir los efectos de la radiación cuando se reduce la dosis, los datos son más escasos. A mediados del año pasado, el comité BEIR publicó un informe provisional en el que una mayoría simple del grupo apoyaba la hipótesis de linealidad, frente a una vigorosa minoría que opinaba que



LA COMPLEJIDAD DEL SISTEMA DE FLUIDOS de un gran reactor de agua a presión puede apreciarse en este esquema, tomando del manual de formación de operadores preparado por el Centro de Formación Nuclear

de Babcock & Wilcox Company. El sistema representado es el de una supuesta central nuclear semejante, en proyecto y tamaño, a las dos unidades de Three Mile Island, construidas ambas por Babcock & Wilcox.

ya se disponía de datos suficientes para justificar la afirmación de que la hipótesis de linealidad exageraba notablemente el riesgo de daños causados por radiación. La minoría se convirtió después en mayoría, lo que obligó a anular la parte del informe referente a la hipótesis de linealidad, sin que todavía se haya aclarado si será reeditado con el mismo criterio o con el opuesto (o alguna solución intermedia). En todo caso hay que decir que la fracción de la comunidad de expertos que cree que la hipótesis de linealidad exagera los efectos de la radiación es ahora mucho más importante que

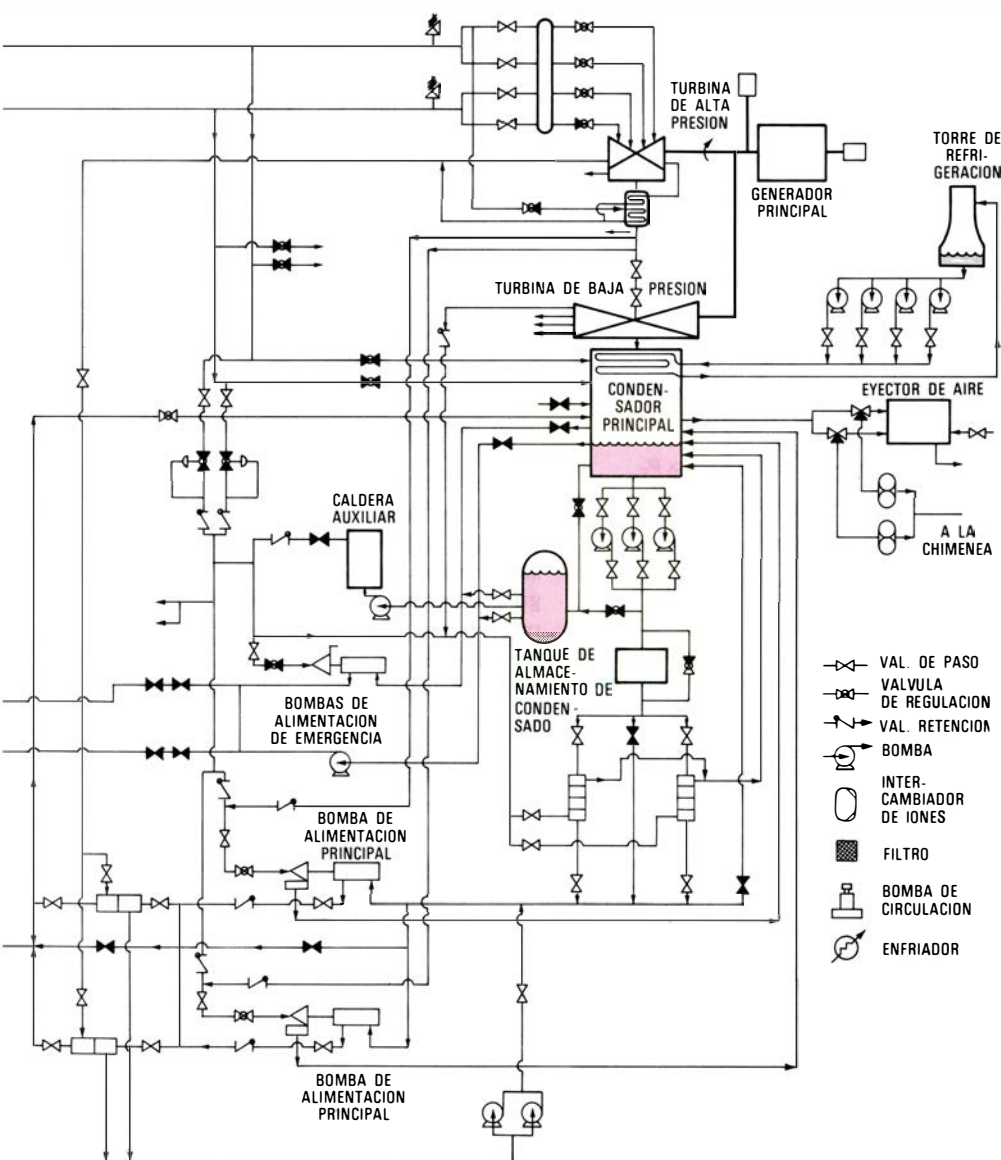
antes. Si este criterio llega a prevalecer, tendrá una gran repercusión sobre los efectos somáticos calculados para un gran accidente nuclear, ya que las exposiciones estimadas en este supuesto están precisamente dentro del campo de las dosis reducidas.

Lo que significan las pequeñas dosis de radiación se puede poner de manifiesto por comparación con la experiencia de la vida normal. Todas las personas vivimos sumergidas en un mar de radiaciones, procedentes de diversas fuentes, del que no podemos escapar.

Los rayos cósmicos, que penetran en la atmósfera procedentes del espacio, significan para cada habitante de la Tierra una dosis media de 50 milirrem por año (un milirrem es una milésima de rem), aunque las personas que viven a grandes alturas reciben una dosis notablemente mayor. Los rayos X utilizados en medicina y odontología significan también, por término medio, aproximadamente 50 milirrem al año para cada norteamericano, aunque también aquí hay grandes variaciones en la exposición individual. El fondo de radiación natural procedente de fuentes tales como ladrillos y granitos, y de los propios huesos y sangre, añade otros 50 milirrem por año, poco más o menos. Por consiguiente, un norteamericano medio recibe aproximadamente 150 milirrem al año, equivalentes a 10 rem durante la totalidad de su vida, dosis que contribuye, de acuerdo con la hipótesis de linealidad, en un 0,1 por ciento a su probabilidad de morir de cáncer a lo largo de su vida. Las estadísticas de mortalidad indican que la probabilidad de morir de cáncer, actualmente en los Estados Unidos, está comprendida entre el 15 y el 20 por ciento.

La principal consecuencia de un accidente en un reactor, para la salud de la población, se derivará de la inducción de cánceres latentes debida a la liberación de radiactividad; el objetivo del análisis de la seguridad de los reactores será, pues, determinar cuál sea la probabilidad de esta liberación.

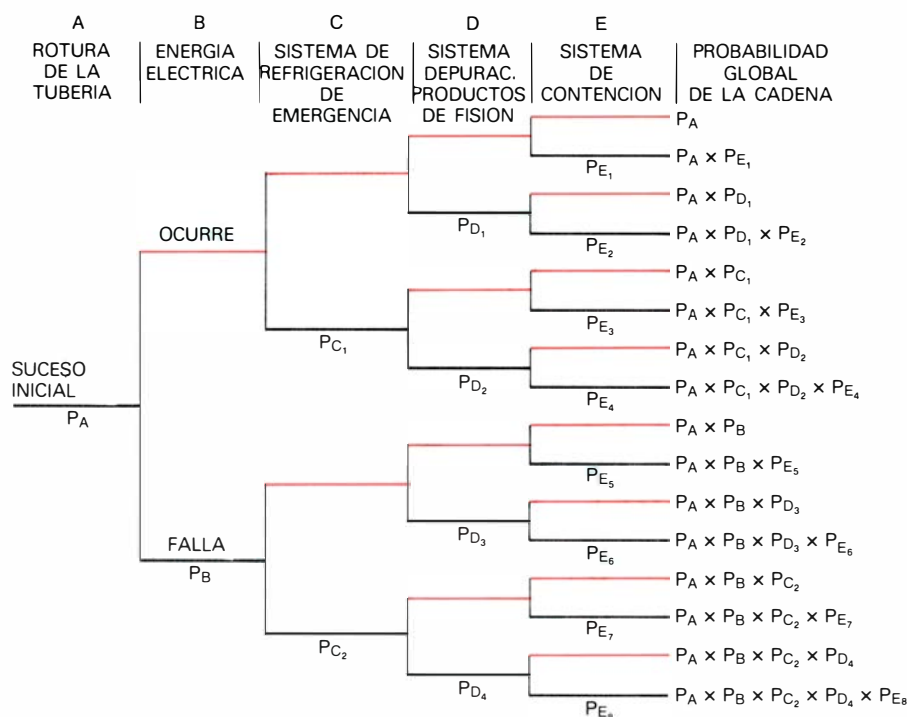
Entonces, ¿qué anomalías podrán liberar radiactividad en un reactor y qué se puede hacer para evitarlo? Como los reactores son muy complejos, hay muchas causas de anomalías que pueden deteriorar su funcionamiento; sin embargo, para que exista un peligro real para la población es necesario que se produzca una fuga de material radiactivo al exterior del edificio de contención, lo que sólo puede ocurrir si el núcleo se avería gravemente. La desintegración de los productos de fisión radiactivos almacenados en las barras de combustible genera un "calor residual", que llega a unos 200 megawatt inmediatamente después de una parada y que va disminuyendo de forma gradual con un periodo de segundos, minutos, días, semanas y finalmente meses; la incapacidad de disipación de este "calor residual" es lo que determina la posibilidad de una avería grave en la mayor parte de las situaciones de accidente. La función de gran parte de los equipos de seguridad es evitar el sobrecalentamiento del núcleo después de cualquier anomalía de funcionamiento, lo que, en princi-



La figura viene descrita en el manual como "un esquema simplificado de conjunto que incluye el sistema nuclear de generación de vapor, el circuito de vapor y el sistema de conversión de energía, y los principales sistemas auxiliares". A la derecha, se dan los signos convencionales para los componentes.

Hasta que ocurrió el accidente de Three Mile Island el problema más estudiado era el accidente por pérdida de refrigerante que, en unas condiciones hipotéticas graves, se desarrollaría de la forma siguiente: por azar o como consecuencia de algún hecho anterior se rompe una de las grandes tuberías del circuito primario de refrigeración, produciendo una disminución repentina de la presión a que está sometida el agua contenida en la vasija a una temperatura de 350 grados Celsius, y que como consecuencia entra en ebullición. El agua hirviendo no puede refrigerar el núcleo

Pero, ¿qué ocurriría si el sistema de refrigeración de emergencia no funcionase correctamente? Las válvulas se pueden averiar: el agua inyectada puede escapar por la tubería rota sin refrigerar el núcleo; los cálculos realizados al proyectar el sistema pueden estar equivocados.



18

He analizado la situación anterior únicamente para recalcar el hecho de que un accidente en un reactor exige que se dé una sucesión de circunstancias, en la que cada una va acompañada de una suposición condicional. Es absolutamente cierto que puede darse cualquiera de estas circunstancias, igual que podemos imaginar miles de variantes posibles, pero hacer una lista de todas las posibilidades es sólo un pequeño paso hacia la comprensión de lo que es la seguridad de los reactores nucleares. No se hace lo mismo con los aviones porque son más familiares, pero un sencillo análisis bajo la misma óptica, sin salir de los aspectos cualitativos, es seguro que aumentaría notablemente el temor a volar. Por consiguiente, es extremadamente importante no limitarse a elaborar una lista de posibles desarrollos de accidentes, sino asociar a cada uno algún tipo de probabilidad y una estimación de la magnitud de radiactividad que puede liberar. Sólo entonces se podrá determinar razonablemente qué partes del sistema son las más delicadas, redactar programas para el perfeccionamiento de la seguridad, etcétera.

Hace unos seis años la Comisión de Energía Atómica de los Estados Unidos encargó a Norman C. Rasmussen, profesor de ingeniería nuclear del Instituto de Tecnología de Massachusetts, la organización de un equipo para realizar el análisis cuantitativo de la seguridad de los reactores de agua ligera. Este equipo, de 60 personas, tendría como objetivo examinar con todo deta-

lle (las generalizaciones no tienen ninguna utilidad para un estudio serio de la seguridad de estos sistemas) un reactor típico de agua a presión y otro de agua en ebullición, para determinar cuáles serían las sucesiones de hechos más características que podrían conducir a un accidente, y estimar simultáneamente la probabilidad de cada sucesión y sus consecuencias. Las consecuencias tendrían que incluir los fallecimientos inmediatos, la inducción de cánceres latentes, anomalías genéticas y daños materiales, lo que significaba un trabajo colosal. El informe final, publicado en 1975, tiene 30 centímetros de espesor. Se ha identificado como WASH-1400, NUREG-75/014, "Estudio de la seguridad de los reactores" o, simplemente, informe Rasmussen.

El grupo creado por Rasmussen estimó que la probabilidad global de que una sucesión de hechos determinada condujese a la fusión del núcleo es de una por cada 20.000 años-reactor de operación; estimaron también que incluso una fusión del núcleo en las condiciones más verosímiles no representaría una amenaza grave para la salud y seguridad públicas, y llegaron a la conclusión (en una afirmación muy comentada y criticada) de que la probabilidad de que un ciudadano normal muriera como consecuencia de un accidente en un reactor era prácticamente la misma de que le matase la caída de un meteorito.

Dado el clima emocional de la época no es sorprendente que el informe Rasmussen haya desatado una tempestad de críticas, unas razonables y convincentes y otras, sensacionalistas y disparatadas. Entre las objeciones apuntadas se destacan las siguientes: (1) el sistema es demasiado complicado para admitir medida, (2) los datos de partida sobre la frecuencia de fallo de componentes no sirven para apoyar este tipo de cálculo, (3) los métodos estadísticos aplicados son incorrectos e inadecuados, (4) los fallos debidos a causas comunes (aquellos en que componentes claramente independientes fallan simultáneamente debido a una causa común ajena como, por ejemplo, un terremoto) se estudian insuficientemente, (5) los sucesos cuya probabilidad es especialmente baja son imposibles de medir, (6) la influencia del factor humano no se tiene bastante en cuenta, y (7) no se da suficiente importancia a la garantía de calidad y a sus posibles fallos, etcétera.

En realidad, todas estas cuestiones son tan difíciles, especialmente la última, que no se pueden calibrar de forma adecuada en un artículo de extensión limitada; sin embargo, es preciso

admitir que muchas de las críticas estaban justificadas, y por ello la NRC encargó posteriormente un informe a otro comité, el "Grupo de revisión de la estimación de riesgos", que trabajó durante un año en todas estas objeciones y finalizó describiendo en su informe un conjunto de graves defectos del informe Rasmussen. No obstante, el comité de revisión (del cual yo fui presidente) apoyó decididamente la idea de un análisis cuantitativo de la seguridad, alabó el esfuerzo del grupo Rasmussen en su trabajo de vanguardia e instó a la NRC a generalizar el empleo del análisis cuantitativo en el procedimiento de reglamentación. Más adelante volveré sobre estos temas, pero antes quisiera ilustrar las características de los problemas técnicos describiendo algunos casos concretos relacionados con la solución analítica elegida en el "Estudio de la seguridad de los reactores".

En lo que se refiere a los procedimientos estadísticos, el caso más conocido (aunque no precisamente el más importante) es el relacionado con las barras de control de un reactor de agua en ebullición. Por término medio, un reactor de este tipo experimenta algún incidente que obliga a que entre en funcionamiento el sistema de DISPARO entre cinco y diez veces al año; por ejemplo, cuando se producen desconexiones de la red eléctrica, disparos de la turbina, fallos de los sistemas de control o anomalías parecidas, es necesario cortar inmediatamente la reacción en cadena para evitar averías en el reactor (o consecuencias aún más graves). Por consiguiente, para hacer una evaluación de la seguridad del reactor es necesario saber cuál es la probabilidad de que falle el mecanismo de DISPARO.

La dificultad para estimar esta probabilidad reside en que los sistemas de DISPARO son tan importantes y se proyectan tan cuidadosamente que el hecho en cuestión (fallo del DISPARO en el momento preciso) nunca ha ocurrido y, por consiguiente, no hay ningún fundamento empírico en el que basar una estimación de la fiabilidad del sistema. Por otra parte, ha habido casos en que una barra de control ha fallado y no ha llegado a introducirse completamente (aproximadamente en un caso de cada 10.000), por lo que es posible intentar hacer una estimación de la probabilidad de que una única barra no complete su función. El fallo de una barra, sin embargo, no implica el fallo del DISPARO, por lo que la primera cuestión es decidir exactamente cuál es la magnitud del fallo en el sistema que constituye un fallo del "disparo". El informe Rasmussen afirmaba sencillamente que el fallo de

tres barras adyacentes puede considerarse un fallo del "disparo" y que la probabilidad de que esto ocurra como consecuencia de fallos independientes de cualquier trio en particular es, por consiguiente, el producto de 10^{-4} multiplicado por sí mismo tres veces, o sea 10^{-12} (es decir una posibilidad en un billón). Este número ridículamente pequeño refleja el hecho de que el fallo fortuito de tres barras de control adyacentes no significa realmente un peligro grave para el reactor, por lo que hay que buscar en otra parte el posible origen de un fallo del DISPARO.

En esta situación es conveniente recordar que la experiencia en otros sistemas indica que los fallos de componentes son fallos aislados la mayoría de las veces, pero que aproximadamente en un 1 por ciento de los casos forman parte de un fallo más general del sistema. Si esto fuese aplicable a las barras de control del ejemplo anterior, se podría esperar que el uno por ciento de la probabilidad de fallo de 10^{-4} , estimada para una barra única, o sea 10^{-6} , fuese la consecuencia de una causa común más general que comprometiese también a las restantes barras de control. En este caso la probabilidad de un fallo del DISPARO sería 10^{-6} (sin tener en cuenta el número de tríos de barras de control adyacentes existente en el reactor).

Se tienen entonces dos modelos de fallo triple completamente diferentes, uno basado en anomalías individuales y el otro en alguna clase de causa externa. En el informe Rasmussen se sostiene que no hay ningún procedimiento de elegir entre ambas interpretaciones y que la realidad debe estar en una situación intermedia, de manera que se tomó la decisión de aceptar como probabilidad la media geométrica de las dos estimaciones, que es 10^{-9} , o sea una posibilidad en mil millones. Seguramente existe algún estadístico que cree que este procedimiento es correcto, pero todavía no ha aparecido. Hay que compadecer al equipo Rasmussen por su necesidad de enfrentarse con el cálculo de la probabilidad de que sucedan hechos que nunca han ocurrido y cuyo mecanismo de desarrollo todavía no se ha establecido, pero aunque se puede hacer mejores estimaciones de la probabilidad de un fallo del DISPARO, ninguna es muy satisfactoria, ya que se trata simplemente de un hecho muy improbable y poco conocido.

Otra cuestión que vale la pena mencionar es el problema de los márgenes de seguridad frente a la factibilidad. Normalmente se admite como evidente

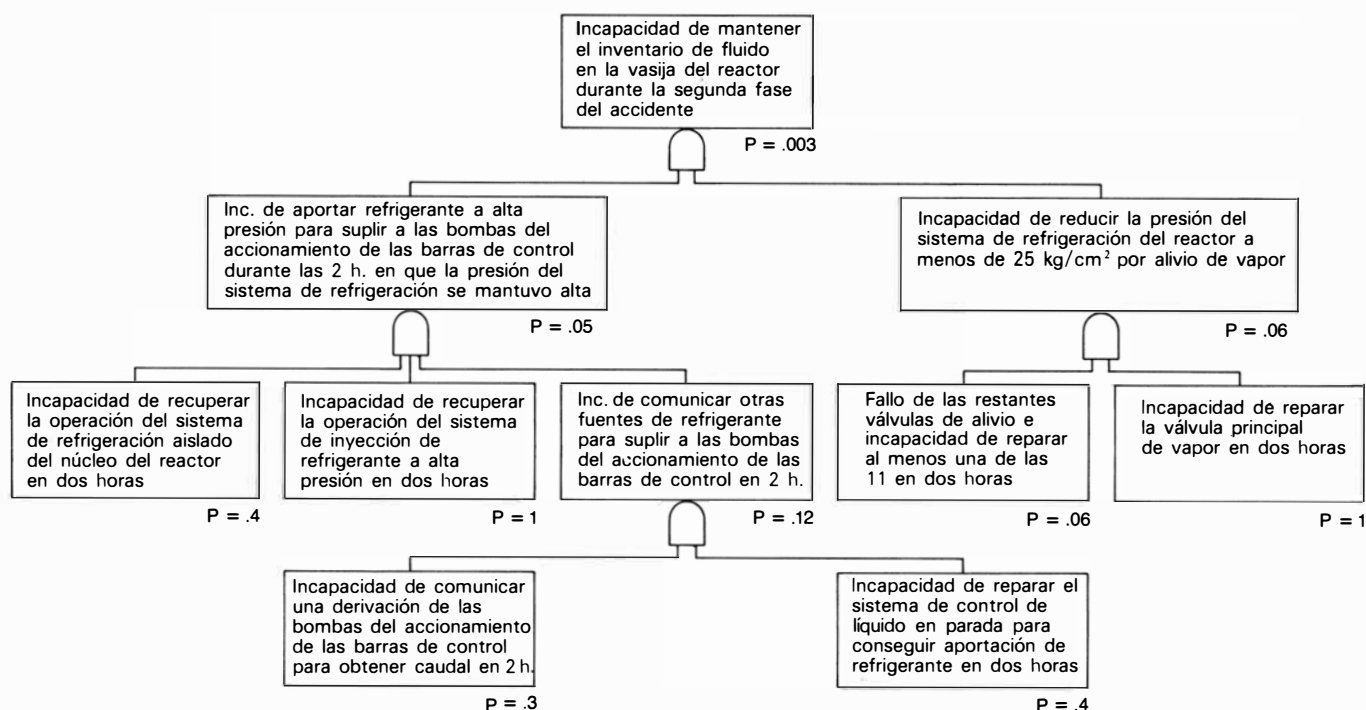
que la reglamentación de la industria nuclear, y lo mismo la de cualquier otra que pueda afectar a la salud y seguridad públicas, tiene que incluir márgenes de seguridad muy amplios en la estimación de riesgos; sin embargo, los márgenes de seguridad pueden servir para enmascarar grandes lagunas de conocimientos, lo que es habitual en el proyecto de medidas de seguridad. (Por supuesto, hay algunos casos en que este tipo de márgenes de seguridad apenas se tiene en cuenta; por ejemplo, si las alas de un avión se proyectasen con el mismo margen de seguridad que un puente, el avión sería demasiado pesado para volar, por ello las alas se proyectan con un coeficiente de seguridad de 1.5, lo que aterriza a mucha gente cuando se entera.)

La relación de todo esto con el "Estudio de la seguridad de los reactores" está en que la misión del equipo Ras-

mussen fue hacer estimaciones realistas de las probabilidades de fallos en los reactores, utilizando personas cuya experiencia profesional había sido siempre evitar equivocarse aumentando el margen de seguridad. Como es muy difícil prescindir de los hábitos adquiridos, el grupo Rasmussen no fue la excepción de la regla; por ejemplo, en el caso mencionado anteriormente la propia definición de fallo de las barras de control incluía un margen de seguridad amplio, ya que se suponía que una barra había fallado si no había llegado a introducirse completamente; pero una barra de control que se introduce unos cuantos centímetros de menos puede ejercer su función de controlar el flujo neutrónico, aunque de acuerdo con la definición se tenga que considerar que ha fallado. Hay muchos otros ejemplos de este tipo repartidos por el "Estudio de la seguri-

dad de los reactores", de tal manera que tienden a introducir un sesgo conservador en la totalidad del informe Rasmussen.

El otro género de problemas que quiero exponer es el que se relaciona con la conducta humana. A pesar de todos los sistemas de control automático los reactores siguen siendo operados por personas, las cuales, comparadas con las máquinas, tienen una maravillosa capacidad de improvisación y una gran inventiva, sin dejar de ser falibles. Cuando se inicia un posible accidente en un reactor los sistemas automáticos de control detectan la alteración de la normalidad y ponen en acción el mecanismo de DISPARO, arrancan las bombas y los generadores diesel auxiliares o realizan cualquier otra función necesaria para restablecer las funciones vitales in-



ANÁLISIS DE ARBOLES DE FALLOS. Sigue exactamente el camino inverso, yendo hacia atrás en el tiempo por los diversos caminos según los que se pudo haber producido un determinado accidente en un reactor, y asignando a cada uno una probabilidad, de tal manera que se pueda calcular la probabilidad global de que se produzca tal fallo o defecto. En este caso la estructura lógica del análisis es la del álgebra de Boole, cuyo simbolismo consiste en "puertas", varias de las cuales aparecen en el diagrama, tomado y adaptado del análisis realizado en el "Estudio de la seguridad de los reactores" para determinar la probabilidad de que el incendio accidental del reactor Brown's Ferry núm. 1 (Alabama), en 1975, pudiese haber sido mucho más grave de lo que fue realmente. En este caso se mantuvo el volumen de agua del núcleo del reactor utilizando las bombas del accionamiento de las barras de control, que no habían sido previstas para este fin. Sin embargo, en aquella ocasión los operadores tenían diversas posibilidades de actuación, por lo que si no hubiesen logrado mantener el inventario de agua en el núcleo, ello habría significado que ninguna había tenido éxito; por consiguiente, este árbol de fallos en particular consta exclusivamente de puertas "y", representadas por los símbolos semirredondeados de la figura (una puerta "y" significa que todas las proposiciones de entrada tienen que ser verdaderas para que lo sea la de salida, por lo que las probabilidades de entrada deberán multiplicarse entre sí para obtener la de salida). Por ejemplo, supongamos que por medio de la rama de la derecha del árbol se desee obtener la probabilidad de que los operadores no hubieran sido capaces, utilizando el alivio de vapor, de mantener la presión del circuito primario

por debajo de los 25 kilogramos por centímetro cuadrado, presión por encima de la cual las bombas del sistema de accionamiento de las barras de control no puede trabajar. Este fallo se podría haber producido por dos causas: por no haber podido reparar la válvula principal de vapor y por el fallo de las otras 11 válvulas de alivio. Los autores del "Estudio de la seguridad de los reactores" consideraron seguro el primer fallo, mientras que asignaron al último una probabilidad del 6 por ciento ($P = 0,06$); de donde dedujeron que la probabilidad de no haber podido controlar la presión por medio de alivio de vapor tendría que ser también del 6 por ciento. Existía además la posibilidad, en el momento del accidente, de que los operadores utilizasen un sistema auxiliar de inyección de alta presión para suplir a las bombas del accionamiento de las barras de control. El grupo de estudio estimó en un 95 por ciento la probabilidad de que esta solución tuviese éxito, dejando un 5 por ciento de probabilidad de fallo. Debido a que se necesitaban las dos circunstancias negativas (pérdida de la posibilidad de alivio de vapor y fallo del sistema de inyección de agua a alta presión) para que se perdiese la capacidad de refrigeración, las dos probabilidades se multiplican en una puerta "y" dando una probabilidad global del 0,3 por ciento ($P = 0,003$) para el fallo completo de la refrigeración del núcleo. En otras palabras, el estudio concluye que había aproximadamente una posibilidad entre 300 de que el accidente de Brown's Ferry pudiese haber llegado a la fusión del núcleo. A pesar de estas limitaciones, el autor sostiene que "el uso de esta metodología en el 'Estudio de la seguridad de los reactores' constituye un gran adelanto hacia el análisis racional de la seguridad".

terrumpidas. No obstante, la abundancia de situaciones posibles excede en seguida la capacidad de cualquier sistema automático para elegir la respuesta adecuada, por lo que tiene que entrar en juego la intervención humana, que entonces puede resolver la situación, ser ineficaz o agravar el problema existente. En realidad, todo el proceso puede haberse originado por una intervención humana equivocada, pero es extremadamente difícil, de hecho imposible por ahora, determinar y medir un comportamiento humano promedio cuando el hombre se encuentra solitario frente a una situación imprevista y angustiada. La historia de la técnica está llena de casos en los que los seres humanos se han comportado en forma anormal, tanto en uno como en otro sentido, incluso con enormes diferencias.

El grupo Rasmussen identificó el problema de tener en cuenta esta incertidumbre y consultó a muchas de las personas que podían asesorarle, pero hay un límite hasta donde se podía llegar en este campo. La conclusión está de acuerdo con lo que los entendidos vienen diciendo hace años, y es que la intervención humana es en su aspecto negativo una de las mayores limitaciones impuestas a la seguridad de los reactores, mientras que en su aspecto positivo es uno de los grandes e inestimables recursos con que cuenta la seguridad en caso de accidente. Aunque se podría hacer afirmaciones más concluyentes que la anterior, resulta, y resultará probablemente en el futuro, que la medida de la influencia del factor humano está más lejos de nuestras posibilidades que la estimación de, por ejemplo, la probabilidad de la rotura de un tubo.

He expuesto los ejemplos anteriores tan sólo para hacer notar que el cálculo detallado de la probabilidad de un accidente en un reactor utilizando la técnica de combinar "árboles de fallos" y "árboles de sucesos", como se hizo en el informe Rasmussen, es extremadamente difícil. El problema viene reflejado en la conclusión del "Grupo de revisión de la estimación de riesgos" en el sentido de que los cálculos del "Estudio de la seguridad de los reactores" no eran tan buenos como se había dicho, pero que no era posible determinar si había algún sesgo definido en sentido positivo o negativo. En otras palabras, no era posible afirmar si la probabilidad de un accidente grave en un reactor era mayor o menor que la calculada en el "Estudio de la seguridad de los reactores": únicamente se podía decir que la incertidumbre era mucho mayor que lo que se había asegurado en el informe Rasmussen.

Esta conclusión no resulta particularmente útil, pero describe el auténtico estado de las cosas.

El "Grupo de revisión de la estimación de riesgos" llegó además a la conclusión de que las técnicas de estimación cuantitativa de riesgos, de las que son ejemplo las utilizadas en el "Estudio de la seguridad de los reactores", son extremadamente útiles y se deberían aplicar más en el desarrollo de la reglamentación de la industria nuclear. Las técnicas probabilistas, que sirven de guía en aspectos importantes de la seguridad de los reactores, podrían constituir una gran ayuda para determinar las prioridades de la NRC, tanto en su programa de investigaciones de la seguridad, como en el uso de sus medios de reglamentación e inspección. La cuestión de si la estimación del riesgo debe seguir un camino determinista o probabilista está en discusión y no voy a entrar en ella.

¿Qué tiene esto que ver con el accidente de Three Mile Island? La exposición completa excedería las limitaciones de este artículo, pero las características más importantes del suceso son las siguientes.

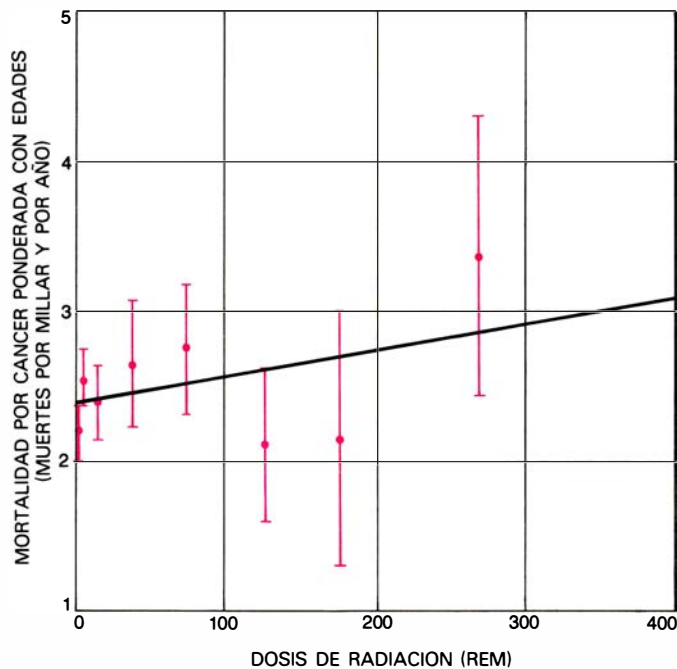
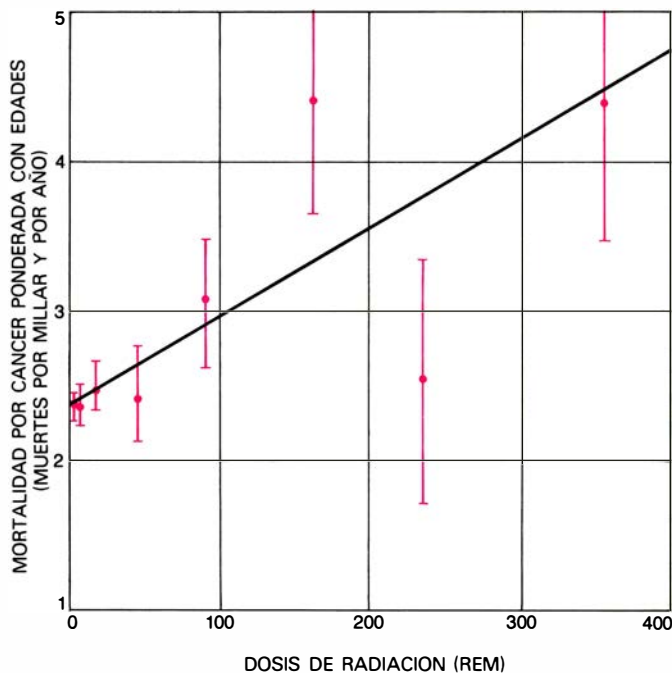
El reactor nuclear conocido como Three Mile Island, número 2, está instalado en una isla en medio del río Susquehanna, cerca de Middletown y Harrisburg, Pennsylvania. Por tratarse de un reactor de agua a presión tiene un circuito primario de refrigeración que transporta el calor producido en la fisión al generador de vapor, y un circuito secundario que conduce el vapor a la turbina y devuelve el agua condensada al generador de vapor. Cada uno de ambos sistemas tiene sus propias bombas, las del primario llamadas bombas de circulación y las del secundario bombas de alimentación. Ambos sistemas son necesarios para transmitir el calor desde el núcleo del reactor hasta el medio ambiente exterior, fuera del edificio de contención.

Casi a las cuatro en punto de la madrugada del día 28 de marzo de 1979 se dispararon las bombas de alimentación, de manera que quedó interrumpido el mecanismo de extracción del calor del circuito primario. Como esto no constituye un hecho imprevisto, existen sistemas de seguridad que tienen por misión reemplazar a las bombas de alimentación y que consisten en un grupo de tres bombas, dos eléctricas y una de vapor (de forma que por lo menos una funcione si falla totalmente la alimentación de energía eléctrica). Las tres bombas arrancaron automáticamente, tal y como estaba previsto, pero como se necesita algún tiempo, del orden de 15 se-

gundos, para que las bombas acumulen la presión normal necesaria, y en este intervalo el circuito primario se fue calentando y aumentando de presión, actuó el sistema de DISPARO respondiendo al incremento de la presión, poco después de que se hubiese abierto una válvula de alivio para reducir la presión en el circuito primario. Todo esto fue correcto y de acuerdo con el proyecto de la instalación.

Desgraciadamente, en ese instante dos cosas estaban mal sin que lo supiesen los operadores. La primera era que las dos válvulas de paso de las descargas de las bombas de alimentación de emergencia habían quedado cerradas inadvertidamente en algún momento todavía no conocido con exactitud, pero es probable que unos dos días antes del accidente. Estas válvulas se utilizan normalmente en los mantenimientos y deben estar siempre abiertas mientras esté en funcionamiento la planta (aunque cada una de ellas por separado, nunca ambas a la vez, puede estar cerrada durante intervalos de tiempo cortos). La consecuencia fue que el circuito secundario se quedó sin capacidad de bombeo y los generadores de vapor quedaron en seco. El segundo problema vino de que la válvula de alivio del circuito primario, que está en la parte alta del presionador, había sido desactivada a los 15 segundos, aproximadamente, pero no se había cerrado correctamente, por lo que el circuito primario tenía una fuga desconocida para los operadores. (Esta misma válvula tenía una fuga ya conocida y estaba previsto sustituirla en el primer mantenimiento normal de la instalación.)

A continuación ocurrieron largas y complejas series de hechos y actuaciones durante las cuales se descubrieron, y abrieron, las válvulas de paso que estaban inadvertidamente cerradas (alrededor de ocho minutos después del principio del accidente, probablemente todavía a tiempo de evitar nuevas averías en la instalación), pero no se descubrió ni se cerró la válvula de alivio que tenía la fuga hasta que hubo transcurrido casi dos horas y media desde el principio del accidente. Durante todo ese tiempo, los operadores habían creído, equivocadamente, que tenían demasiada agua en el circuito primario, cuando en realidad ocurría todo lo contrario. Así, cuando el sistema de refrigeración de emergencia del núcleo arrancó de forma automática, los operadores sólo lo dejaron funcionar un par de minutos antes de pararlo, y como consecuencia el núcleo quedó al descubierto por encima del nivel del agua durante varias horas, lo que produjo desperfectos importantes en el



LA HIPOTESIS DE LINEALIDAD afirma que la probabilidad de muerte de cáncer, producido a largo plazo por la radiación, como consecuencia de los bajos niveles de exposición que se espera resulten de un accidente grave en un reactor nuclear, es aproximadamente proporcional a la dosis recibida. Suponiendo que la hipótesis es cierta, la mejor estimación disponible del coeficiente de proporcionalidad es de aproximadamente un cáncer latente por cada 10.000 rem-hombre de exposición (lo que equivale a que 10.000 personas reciban un rem cada una o que 1000 reciban cada una 10 rem); sin embargo, se puede ver en estos dos gráficos que los datos en que se basa la hipótesis de linealidad están bastante dispersos. Los diagramas representan las frecuencias de mortalidad, ponderadas con la edad, en función de las dosis de radiación estimadas entre los supervivientes de las explosiones de las bombas atómicas de Hiroshima (*izquierda*) y Nagasaki (*derecha*) (en ninguno de los dos casos las características de la radiación a que estuvo expuesta la población fueron las que se puede esperar en un accidente de un reactor, aunque la de Nagasaki está más cerca que la de Hiroshima). En ambos casos, la probabilidad de incidencia de un cáncer mortal para una dosis de radiación nula no es muy distinta de la observada

hoy en día en los Estados Unidos, donde la probabilidad de morir de cáncer está normalmente entre el 15 y el 20 por ciento. La cuestión fundamental está en el grado en que aumenta la frecuencia de cánceres mortales con la dosis de radiación, ya que los datos disponibles no apoyan claramente la linealidad ni la no linealidad. Aunque en teoría es extremadamente improbable que haya un umbral para la inducción de cánceres por radiación, carecemos de pruebas de que las dosis de radiación por debajo de 50 rem aumenten apreciablemente la incidencia natural de cánceres en los seres humanos. Precisamente debido a que se espera que se encuentre en este orden la mayor parte de las exposiciones debidas a un hipotético accidente en un reactor, las estimaciones de los efectos carcinogénicos de tal accidente son muy diferentes. Muchos expertos aceptan la hipótesis de linealidad como límite superior con un margen de seguridad, pero un número cada vez mayor lo considera una notable exageración. El autor, que presidió el Comité de revisión de la estimación de riesgos, señala al respecto: “mientras que no existan importantes avances en nuestros conocimientos sobre la carcinogénesis, que nos permitan establecer fundamentos teóricos para nuestras opiniones, no podremos comprender mejor que ahora estos efectos débiles”.

combustible (aunque probablemente sin que se fundiese). Fue precisamente durante este tiempo cuando se formó la tan pregonada “burbuja de hidrógeno”, por oxidación del coranio de las vainas de las barras de combustible, y se localizó en la parte superior de la vasija del reactor. La burbuja y la dramática carrera contra reloj para intentar eliminarla, antes de que llegase a ella suficiente oxígeno para producir una explosión, tuvieron en vilo a la nación durante varios días, aunque ahora se sabe que nunca hubo la menor posibilidad de explosión en el interior de la vasija del reactor.

Se podría escribir un libro contando los detalles de lo que ocurrió en Three Mile Island, y de hecho se están escribiendo varios, pero este breve bosquejo es, sin embargo, suficiente para llamar la atención sobre las principales cuestiones relativas a la seguridad, e interpretar la reacción del público ante el accidente.

En primer lugar, ¿había sido previsto este tipo de accidente por los autores del “Estudio de la seguridad de los

reactores”? El informe Rasmussen considera en efecto la posibilidad de que las dos válvulas de paso del sistema de alimentación de emergencia puedan quedar inadvertidamente cerradas durante el mantenimiento normal. Aunque el cierre de estas válvulas puede no haber contribuido a las averías del reactor, indudablemente influyó en la confusión inicial y en el consiguiente desarrollo de los acontecimientos. Las consecuencias posteriores del accidente, y en particular la formación de la burbuja de hidrógeno, no se habían previsto en ninguno de los análisis anteriores, en parte debido a que estos análisis nunca abarcan más que las primeras etapas de un accidente, y por ello al cabo de muy poco tiempo los operadores se encontraron ante una situación imprevista para la que no habían sido preparados adecuadamente. En estas condiciones fue cuando se actuó de una forma que luego se ha considerado evidentemente incorrecta, pero que parecía la mejor desde el punto de vista de los operadores que se enfrentaban con la situación. La con-

clusión es que hay que ser muy cauteloso al censurar a personas entrenadas por la forma en que se enfrentan a una situación crítica.

Three Mile Island puede enseñar dos lecciones interesantes: una técnica y otra social. En la parte técnica es fácil ahora ver que hubo tres ingredientes principales en el desarrollo del accidente: un fallo momentáneo (una situación anormal temporal), complicado por la intervención humana (las válvulas de paso cerradas), seguido por un pequeño accidente de pérdida de refrigerante (la válvula de alivio atascada) y un posterior error humano. Es notable que los expertos habían estado señalando estos tres elementos durante años como los más peligrosos para un reactor y que la NRC no les había prestado atención, quizá debido a que su personal estaba demasiado ocupado atendiendo a los opositores a la energía nuclear, quienes habían venido planteando con la máxima frecuencia y energía el problema de un gran accidente de pérdida de refrigerante, sin dejar tiempo para atender a los auténticos

peligros. Hay que añadir, además, la contribución de la gran inercia institucional, unida al miedo a la responsabilidad en la elaboración de las directrices reglamentarias a partir de la estimación probabilista de los riesgos.

Resulta instructivo citar un párrafo del informe del "Grupo de revisión de la estimación de riesgos": "los resultados positivos del WASH-1400 en cuanto a la identificación de la importancia relativa de las diversas clases de accidentes se han recogido en forma inadecuada en los planes de la NRC. Por ejemplo, en el WASH-1400 se llegó a la conclusión de que los fallos momentáneos, los pequeños LOCA (del inglés "loss-of-coolant accidents", accidentes de pérdida de refrigerante) y los errores humanos constituyen una aportación importante al riesgo total, aunque su estudio no se ha tenido en cuenta convenientemente al asignar las prioridades para los grupos de investigación o reglamentación". Estos tres aspectos —fallos momentáneos o transitorios, pequeños accidentes de pérdida de refrigerante y errores humanos— fueron los elementos clave en el accidente de Three Mile Island.

También está claro que la actual estructura de reglamentación nuclear de los Estados Unidos no dispone de medios bien organizados para incorporar a la doctrina de la seguridad de los reactores aquellas experiencias cotidianas que se producen continuamente en cualquier gran industria y particularmente en la industria nuclear. La industria nuclear está muy bien reglamentada, de tal manera que incluso los pequeños fallos en un reactor son motivo de un parte obligatorio a la NRC e incluidos en un sistema de información llamado "informes de incidentes de usuarios" que posteriormente se clasifica y distribuye. Cada año se producen miles de estos documentos, la mayor parte de ellos anodinos, pero que tienen el interés de haber incluido incidentes anteriores, ocurridos en otras instalaciones, que recuerdan las primeras etapas del accidente de Three Mile Island. Si existiese algún procedimiento institucional de aprovechar esta experiencia, es posible que se hubiese evitado el accidente de Three Mile Island.

Esta es una cuestión que vale la pena examinar con más detalle, ya que parece que es una característica de los reactores nucleares, confirmada por el análisis realizado en el informe Rasmussen, que la probabilidad de un accidente disminuye con la gravedad del mismo. Esta característica la comparte la tecnología nuclear con otras tecnologías, por ejemplo, la aeronáutica, en la que las pequeñas anomalías ocurren con mucha

mayor frecuencia que los pequeños accidentes, que a su vez son más frecuentes que los accidentes graves, que en muchos casos se abortan en sus orígenes. En el caso de la aeronáutica el procedimiento de aprovechar la experiencia se ha institucionalizado en los Estados Unidos por medio de la "Junta Nacional de Seguridad en el Transporte", cuya misión es determinar las causas de todos los accidentes y recomendar las medidas de prevención convenientes. No existe ninguna institución comparable para los reactores nucleares, y así las tareas de elaboración de su reglamentación se combinan con las de comprobación de la eficacia de la misma, todo dentro de la NRC; aunque, sin embargo, existe un "Comité asesor para las salvaguardias de los reactores" (del cual soy miembro) que puede realizar esta función, y la realiza en ciertos casos. Ciertamente existe bastante información sobre la experiencia del funcionamiento de otros reactores para habernos alertado sobre la posibilidad de un accidente del tipo del ocurrido en Three Mile Island, pero por las razones que sea no la tuvimos en cuenta.

¿Cuál fue la reacción del público ante el accidente? ¿Qué lecciones sociales es posible sacar de esta experiencia? En las primeras etapas del accidente hubo escapes de un isótopo radiactivo de xenón, el xenón 133, que tiene un período de semidesintegración de unos cinco días. De la medida de estos escapes se estimó que la exposición real de la población había sido del orden de 4000 rem-hombre; de tal manera que la radiación liberada podría causar la muerte, por cáncer, de menos de una persona en los próximos 30 o 40 años. Aunque este descubrimiento no es motivo de regocijo, la reacción de la prensa, de los informadores de radio y televisión y del público en general fue desproporcionada al daño real. A posteriori se ve que hubo una auténtica incapacidad de la nación para reaccionar razonablemente y en concordancia con un accidente que, aunque serio y peligroso, no significaba un apocalipsis, ni mucho menos. Las lecciones de Three Mile Island se están ahora aprovechando por muchos estados para estudiar y prever planes de reacción ante emergencias semejantes.

Por otra parte, el accidente de Three Mile Island ilustra claramente la importancia de determinar tanto la probabilidad como las consecuencias de un accidente, y de hacer llegar al público un cierto conocimiento de estos asuntos. Por ejemplo, aquellos que se supone saben algo de estos temas reciben muy a menudo preguntas de sus amigos tales como: "bueno, tuvimos la suerte de que

todo salió bien, pero dime: ¿qué es lo peor que podría haber ocurrido?”. Normalmente contesto a esta pregunta diciendo que lo peor que podría haber sucedido habría sido que recayese sobre el reactor alguna otra posible desgracia —como un apagón general en las líneas eléctricas, un terremoto, un incendio o algo parecido— que condujese a la fusión del núcleo. El núcleo fundido podría haber reaccionado entonces con el agua, en la vasija o en el edificio de contención, produciendo una explosión de vapor que arrancase la cubierta del edificio; la radiactividad habría escapado a la atmósfera en el momento en que pasase un ciclón, y éste la habría llevado hacia el nordeste, y luego la habría repartido sobre cada ciudad en la proporción necesaria para matar a todos sus habitantes. Realmente todo esto podría haber ocurrido.

Mis amigos entonces se enfadan, aunque la contestación no es una evasiva, sino que trata de aclarar que la pregunta no es una cuestión razonable si no va acompañada de una estimación de la probabilidad del suceso. En otras palabras, es fundamental que cualquier discusión sobre este tema y otros relativos a la seguridad no pierda de vista la idea de un objetivo medible. Por consiguiente, es razonable preguntar qué podría haber ocurrido en un supuesto que puede darse una vez cada 100 años o una vez cada 1000 años o una vez en un millón de años; pero refiriéndose a sucesos que realmente violan las leyes de la naturaleza no es razonable preguntar simplemente qué es lo que podría haber ocurrido. Este planteamiento lleva al fondo de las discusiones sobre reglamentación y seguridad, donde es necesario disponer de una medida de los riesgos que se consideran aceptables de acuerdo con una base cuantitativa todo lo firme que pueda suministrar la comunidad de expertos.

Hay otro aspecto de la reacción pública que es necesario mencionar. Mucha gente reaccionó frente al accidente de Three Mile Island diciendo cosas como: “nos habían dicho que no podía ocurrir, pero ocurrió”. En realidad ninguna persona sensata dijo jamás que tal accidente no podía suceder, debido a que precisamente el objetivo de una estimación cuantitativa de riesgos es el cálculo de la probabilidad de un accidente, y nadie calcularía una probabilidad que creyese nula. Lo que se plantea en realidad es la incomprensión generalizada de lo que significa la probabilidad de un suceso infrecuente, incomprensión que no sólo afecta a la comunidad no científica.

Imaginemos, por ejemplo, una lista de un millón de sucesos diferentes, cada uno de los cuales tenga una posibilidad entre un millón de ocurrir este año. La lista puede incluir la probabilidad de que un cierto equipo de fútbol gane el campeonato de copa, o que la OPEP decida bajar los precios del petróleo como demostración de buena voluntad u otros parecidos. Si hubiera efectivamente un millón de sucesos en la lista, y la probabilidad de cada uno se hubiese estimado correctamente en una millonésima, sería bastante probable que alguna de estas cosas ocurriera este año. Es seguro que cuando ocurriese, la gente se olvidaría de las otras 999.999 posibilidades y diría que la probabilidad de este suceso se habría infravalorado exageradamente. La gente tiende a pensar que nada de lo que ocurre puede tener una probabilidad muy pequeña, debido a que inevitablemente está influida por lo que ve a su alrededor. Como consecuencia, incluso la NRC está haciendo un gran esfuerzo para garantizar que no volverá a ocurrir un accidente como el de Three Mile Island perdiendo de vista el hecho de que se trata de un caso particular de un gran conjunto de sucesos, del que no se puede separar simplemente porque haya sucedido. El mismo comentario se puede hacer, desde este punto de vista, sobre el caso de los soportes de los motores de los DC-10.

Todo lo anteriormente expuesto pretende llamar la atención sobre la importancia que tiene para la sociedad llegar a estimar los riesgos de una forma cuantitativa, e interpretarlos después correctamente. Como está claro que no se puede vivir en un mundo exento de peligros, la única opción que existe frente a la de aceptar y controlar el riesgo es exponernos a un descontrol institucional y al desperdicio de los recursos; lo cual constituye un lujo fuera de nuestro alcance, del que se podría poner ejemplos.

Finalmente, cualquier lector que haya llegado hasta aquí se habrá dado cuenta de que preguntar si son seguros los reactores no tiene ningún sentido; sin embargo, puede querer saber si yo creo que la energía nuclear es lo suficientemente segura como para poder cubrir una parte importante de nuestras necesidades energéticas. La contestación es sí; no porque no sigan existiendo riesgos e incertidumbres en la energía nuclear, ni porque el carbón sea más peligroso (que lo es), sino porque el presidente Carter tenía razón cuando dijo que la crisis energética frente a la que nos encontramos es “el equivalente moral de una guerra”. No veo manera de evitar combatir en esta guerra, y la energía nuclear es un arma fundamental para la lucha.

Estructura interna del protón

En su interior hay algo pequeño y duro. Estos objetos, que pueden ser las partículas llamadas quarks, se ven con la máxima claridad cuando una colisión violenta entre partículas da origen a un “chorro” de partículas residuales

Maurice Jacob y Peter Landshoff

En el estudio del átomo y de sus constituyentes uno de los experimentos más cruciales se realizó hace casi 70 años en el laboratorio de Ernest Rutherford de la Universidad de Manchester. Dos alumnos de Rutherford, Hans Geiger y Ernest Marsden, dirigieron un haz de partículas alfa, que son núcleos de helio que se mueven rápidamente, sobre una lámina delgada de oro. Con una pantalla de material fluorescente, que centellea al ser golpeado por una partícula alfa, contaron el número de partículas dispersadas a distintos ángulos como resultado de las colisiones con los átomos de oro. La mayoría de las partículas atravesaban, en línea recta, la lámina o eran desviadas sólo en un ángulo pequeño; el valor de la desviación media no llegaba a un grado. Pero, sorprendentemente, algunas partículas, pocas, sufrían una fuerte desviación. Así, alrededor de una entre 20.000 eran desviadas un ángulo de 90 grados.

A Rutherford debemos la interpretación de esos resultados. Como la lámina tenía un espesor de muchos átomos, y puesto que muchas de las partículas alfa la atravesaban sin dificultades, razonó que una partícula alfa debía poder atravesar un átomo sin apenas alterar su trayectoria. Por tanto, el átomo entendido como un todo debía ser difuso, con mucho espacio vacío. La desviación ocasional de grandes ángulos, sin embargo, evidenciaba que existía algo duro en el interior del átomo, que debía ser pequeño, pues sólo unas cuantas partículas alfa colisionaban con él. Tanto la violencia de las colisiones como las pocas veces en que esto sucedía podían explicarse suponiendo que el átomo tuviese un centro denso e impenetrable donde, en un volumen pequeño, estaba concentrada toda su carga positiva. Al atravesar la lámina, muchas partículas alfa nunca se aproximaban a ninguno de estos pequeños centros lo suficiente para sufrir su influencia, pero cuando ocurría un choque, la partícula alfa era disper-

sada en cualquier dirección, e incluso podía rebotar por el mismo camino de llegada.

Lo que Rutherford había descubierto era, por supuesto, el núcleo atómico. También había introducido un método para investigar la constitución de la materia, un método cuya importancia no ha decrecido hasta la fecha. En las décadas que siguieron al experimento de Rutherford se llegó a establecer que el propio núcleo tenía una estructura: consta de protones y neutrones. Disponemos hoy de pruebas concluyentes de que los protones y neutrones componentes del núcleo no son objetos elementales. De forma análoga a los átomos de Rutherford, están formados principalmente por espacio vacío, si bien distribuidos en él hay constituyentes pequeños y duros. Tales constituyentes han recibido distintos nombres en contextos diferentes: unas veces se les denomina partones y otras se les llama quarks.

La estructura interna del protón se está explorando hoy día mediante experimentos cuya forma resulta casi idéntica al diseñado por Rutherford. Se realizan colisiones entre distintos tipos de partículas, y, con instrumentos idóneos, se mide la distribución angular de los fragmentos dispersados. De nuevo, las partículas emergen formando ángulos grandes con la dirección del haz original, y su comportamiento nos suministra información sobre los detalles más finos de la estructura interna.

Los experimentos actuales difieren del planeado por Rutherford principalmente en la escala. No se emplean, como proyectiles, partículas alfa emitidas durante la desintegración radiactiva de un núcleo, sino electrones o protones a los que se ha comunicado una energía alta mediante un acelerador. Pueden crearse también haces secundarios de otras partículas, tales como neutrinos o piones. Las colisiones más energéticas tienen lugar cuando dos haces de parti-

culas aceleradas chocan frontalmente. A altas energías, las partículas no sólo rebotan, sino que gran parte de su energía se gasta en la creación de nuevas partículas o antipartículas, a menudo por docenas, que se alejan del punto de impacto cual si fueran residuos de una explosión. Los instrumentos para detectar estas partículas no son simples pantallas fluorescentes (aunque este método sigue vigente), sino complicados “contadores” electrónicos, que, además de registrar la dirección de una partícula, también miden su energía, momento y carga eléctrica. Hay también una diferencia de escala de otro tipo. Con energías varios miles de veces mayores, los experimentos modernos pueden revelar rasgos estructurales que son varios miles de veces más pequeños. En efecto, el poder resolutivo de los experimentos de mayor energía se halla ahora en unos 10^{-16} centímetros, que viene a ser una milésima del diámetro del protón.

La estructura fina se hace visible sólo en aquellos choques en los que alguno de los fragmentos energéticos emerge a un gran ángulo de la dirección del haz. Como en los primeros experimentos atómicos, tales sucesos de “colisiones duras” son relativamente raros. Cuando chocan frontalmente dos protones, por ejemplo, las partículas emitidas se hallan casi siempre confinadas en dos conos estrechos centrados en los ejes de los dos haces que chocan. Sin embargo, en algunas ocasiones salen partículas del punto de impacto en direcciones aproximadamente perpendiculares al eje del haz. Si se detecta una de tales partículas, suelen acompañarla varias más. Pero lo que llama más la atención es que, cuando un fragmento es lanzado así lateralmente, las partículas no son dispersadas al azar en todas las direcciones; por el contrario, se encuentran generalmente organizadas en grupos bien colimados de partículas, que reciben el nombre de chorros (“jets”). Los chorros de gran ángulo tienen el mismo significado para la estructura del protón que

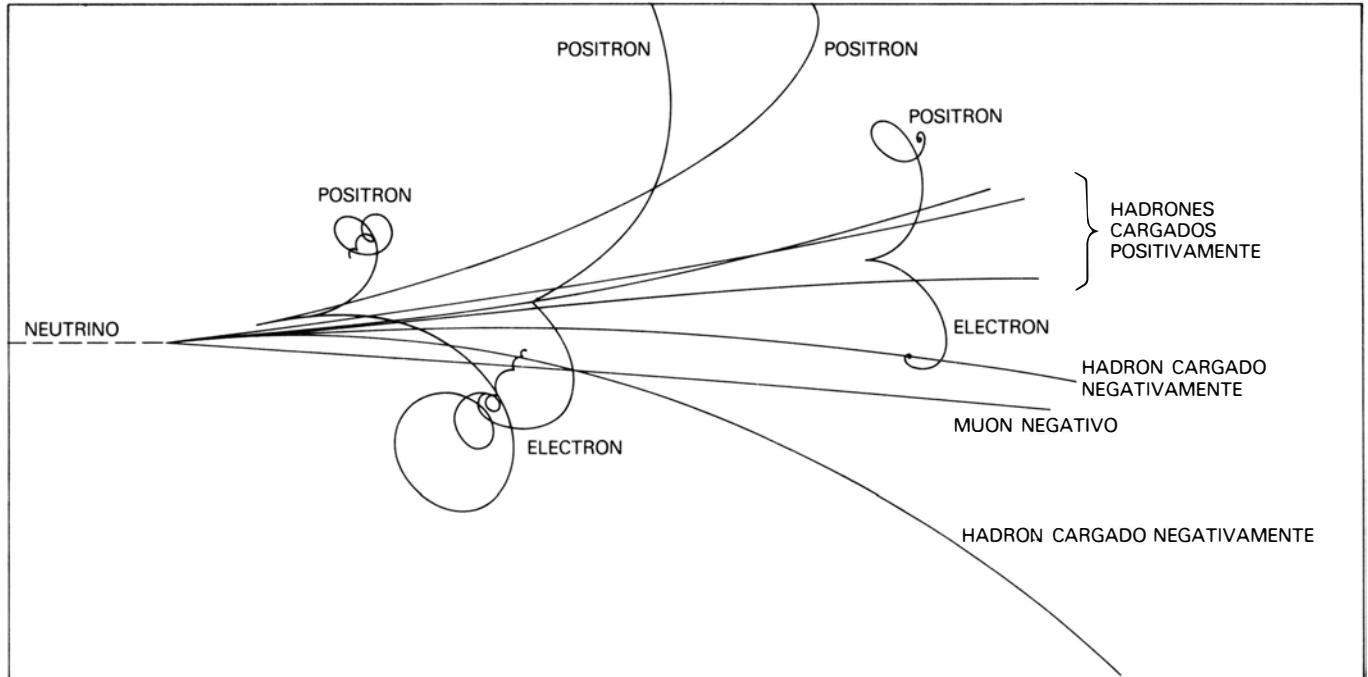
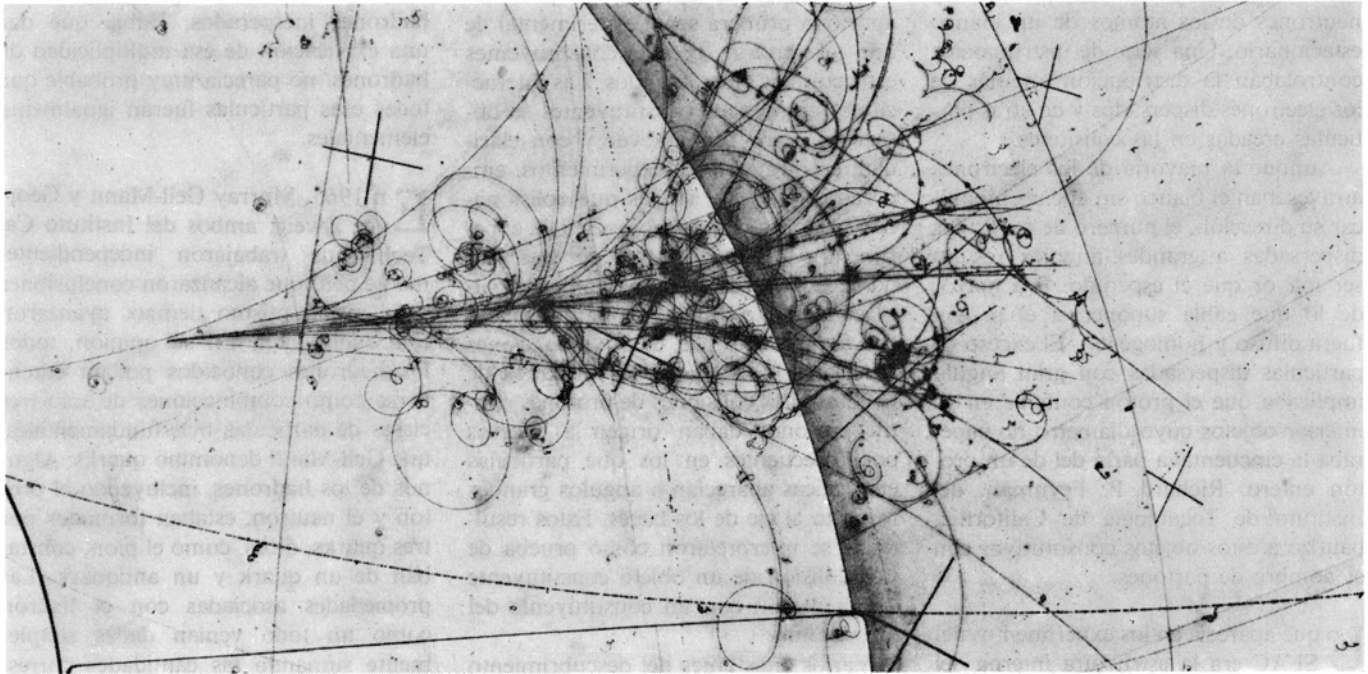
las colisiones de gran ángulo de las partículas alfa tenían para la estructura del átomo. Constituyen una prueba de que se encierra algo pequeño y duro en el interior del protón.

Desde hace algún tiempo se sabe que el protón no es una partícula puntual. Tiene un tamaño finito, con un diáme-

tro del orden de 10^{-13} centímetros. A pesar de su pequeñez —en efecto, el protón viene a ser la cienmilésima parte del átomo— podemos medirlo todavía. Cosa que no puede decirse de algunas otras partículas, en especial del electrón. Si el electrón tiene alguna extensión, está por detectar; por ahora, el electrón puede

considerarse como un punto matemático.

En 1970 un experimento realizado en el Stanford Linear Accelerator Center (SLAC) aportó la primera demostración directa de que el protón no sólo tenía tamaño, sino también estructura. En el acelerador lineal de dos millas del SLAC



CHORRO DE PARTICULAS que emerge de un protón golpeado por un neutrino de alta energía. El suceso es registrado por trazas de burbujas, que se forman en hidrógeno supercalentado a lo largo del camino de una partícula cargada. El neutrino, que no deja traza porque carece de carga, queda transformado por la colisión en un muon cargado negativamente, observable. Al mismo tiempo, una cascada de partículas se mueve hacia afuera, en otra dirección. Se trata de hadrones, una clase de partículas (entre las que se cuentan el protón y el pión) que se consideran formadas por entidades más fundamentales llamadas quarks. A partir de la curvatura de las trazas en el campo magnético que existe en la cámara de burbujas podemos deducir que tres de los hadrones llevan carga positiva y dos tienen carga negativa. Además se emite al menos un pión neutro; aunque no puede

verse, los productos de su desintegración son pares de electrones y antielectrones, o positrones, que dejan las típicas trazas en espiral. En el sistema de referencia en el que el neutrino y el protón del blanco chocan con momentos iguales y opuestos, el muon dispersado y el haz de hadrones aparecerían saliendo en direcciones iguales y prácticamente opuestas. Estas colisiones de gran ángulo representan un proceso violento. El suceso puede explicarse mediante la hipótesis de que el neutrino choca con un constituyente denso del protón, un quark. Se arranca el quark, pero mientras escapa se materializan varios otros quarks y antiquarks, creando un chorro de hadrones. La fotografía se tomó con la Gran Cámara Europea de Burbujas (BEBC) en la Organización Europea de Investigación Nuclear (CERN), en los alrededores de Ginebra. El mapa inferior reproduce trazas de las partículas de la foto.

se aceleraron electrones hasta una energía de unos 20.000 millones de electron-volt. (Un electronvolt es la energía impartida a un electrón, o a cualquier otra partícula con carga unidad, cuando es acelerada a través de una diferencia de potencial de un volt. Mil millones de electronvolt se abrevian GeV, donde *G* es la inicial del prefijo giga-.) Los electrones acelerados golpeaban protones y neutrones de los átomos de un blanco estacionario. Una serie de instrumentos controlaban la distribución angular de los electrones dispersados y de otras partículas creadas en las colisiones.

Aunque la mayoría de los electrones atravesaban el blanco sin apenas modificar su dirección, el número de partículas dispersadas a grandes ángulos resultó ser mayor que el esperado. Era mayor de lo que cabía suponer si el protón fuera difuso y homogéneo. El exceso de partículas dispersadas con gran ángulo implicaba que el protón contenía en su interior objetos cuyo diámetro no superaba la cincuentava parte del de un protón entero. Richard P. Feynman, del Instituto de Tecnología de California, bautizó a estos objetos constitutivos con el nombre de partones.

Lo que aparecía en los experimentos del SLAC era la estructura interna del protón iluminado por electrones. De entonces acá, se han venido realizando estudios parecidos en los que el blanco se ilumina con un haz de muones (que son análogos a los electrones pero con una masa 200 veces mayor) o con un haz de neutrinos (que son partículas relacionadas con el electrón y el muón, si bien carecen de masa y carga eléctrica). Los electrones, muones y neutrinos son denominados colectivamente leptones; constituyen excelentes pruebas para los

experimentos físicos porque parecen ser puntuales y faltos de estructura. Los experimentos de colisiones profundas con esos tres tipos de leptones han dado resultados coherentes: las colisiones ocasionales de gran ángulo pueden explicarse por colisiones entre los leptones incidentes y algunos de los constituyentes duros del protón.

La colisión de leptones con protones aportó la primera señal experimental de que el protón poseía constituyentes estructurales bien definidos. Las interacciones entre estos constituyentes se observaron, por primera vez y con claridad, en otra serie de experimentos, empezados en 1972, en los que colisionaban protones contra protones. Los experimentos fueron realizados por tres grupos que trabajaban en los Anillos de Almacenamiento Interseccionantes (ISR), del Centro Europeo de Investigaciones Nucleares (CERN), en los alrededores de Ginebra. Las colisiones de protones contra protones daban origen a sucesos poco frecuentes en los que partículas energéticas aparecían a ángulos grandes respecto al eje de los haces. Estos resultados se interpretaron como prueba de una colisión de un objeto constituyente de un protón con un constituyente del otro protón.

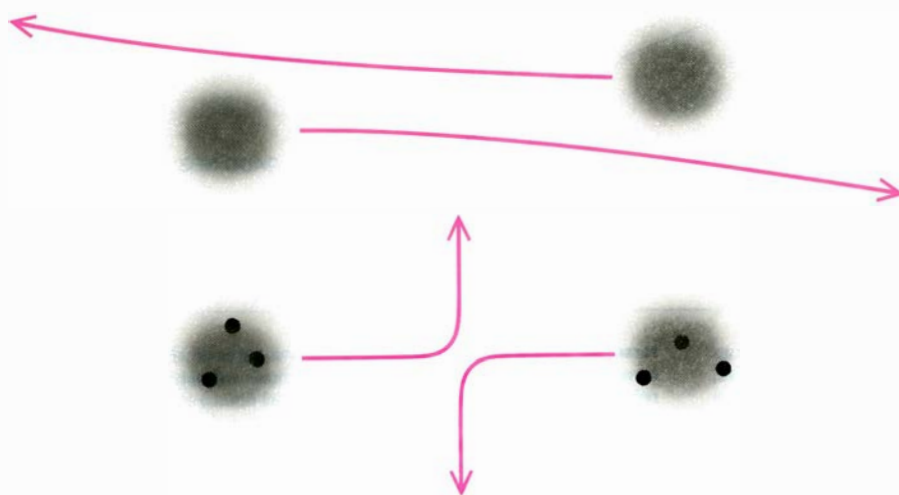
Varios años antes del descubrimiento del partón, y antes también de que empezaran los experimentos en el ISR, se había propuesto una estructura para el protón basada enteramente en especulaciones teóricas. El protón y el neutrón son miembros de una gran familia de partículas llamadas hadrones, que se distinguen de los leptones por ser susceptibles a las interacciones fuertes, o nucleares. Las interacciones fuertes ligan los protones y los neutrones para formar los núcleos atómicos, pero las interacciones

fuertes no afectan a los leptones; éstos simplemente no las "notan", del mismo modo que una partícula eléctricamente neutra no responde a un campo eléctrico. El protón y el neutrón fueron los primeros hadrones conocidos. En la década de los 40 se descubrió otro: el pion; en la siguiente entraron en funcionamiento varios aceleradores muy potentes y aparecieron una gran multitud de hadrones inesperados. Había que dar una explicación de esa multiplicidad de hadrones: no parecía muy probable que todas esas partículas fueran igualmente elementales.

En 1963, Murray Gell-Mann y George Zweig, ambos del Instituto Cal Tech, que trabajaron independientemente pero que alcanzaron conclusiones similares al mismo tiempo, avanzaron una explicación. En su opinión, todos los hadrones conocidos podían entenderse como combinaciones de sólo tres clases de partículas más fundamentales, que Gell-Mann denominó quarks. Algunos de los hadrones, incluyendo el protón y el neutrón, estaban formados por tres quarks; otros, como el pion, constaban de un quark y un antiquark. Las propiedades asociadas con el hadrón como un todo venían dadas simplemente sumando las cantidades correspondientes de los quarks componentes. De esta forma, todos los hadrones conocidos podrían explicarse como una combinación de quarks. Y lo que es más importante, todas las combinaciones de quarks permitidas, salvo una, correspondían a un hadrón conocido; la excepción pertenecía a una partícula llamada omega menos, descubierta en 1964.

El modelo de los quarks, formulado para explicar los distintos hadrones, no dice nada explícitamente sobre la estructura interna de ninguna partícula. Sin embargo, cuando se descubrieron los partones, hubo una tendencia natural a identificarlos con los hipotéticos quarks. Se han medido varias propiedades de los partones, tales como su momento angular intrínseco de spin, y resultan coherentes con las predicciones del modelo quark. Más aún, el propio modelo quark ha ganado en fiabilidad.

Los tres "aromas", o clases, de quarks propuestos en 1963 eran suficientes para construir todos los hadrones que entonces se conocían. Sin embargo, pronto se sugirió que debería existir un cuarto aroma, calificado por una cuarta propiedad de la materia llamada encanto. El descubrimiento en 1974 de un hadrón denotado por *J* o *psi* constituía una prueba sólida del quark encantado; posteriormente se ha descubierto un rico espectro de otros hadrones encantados.

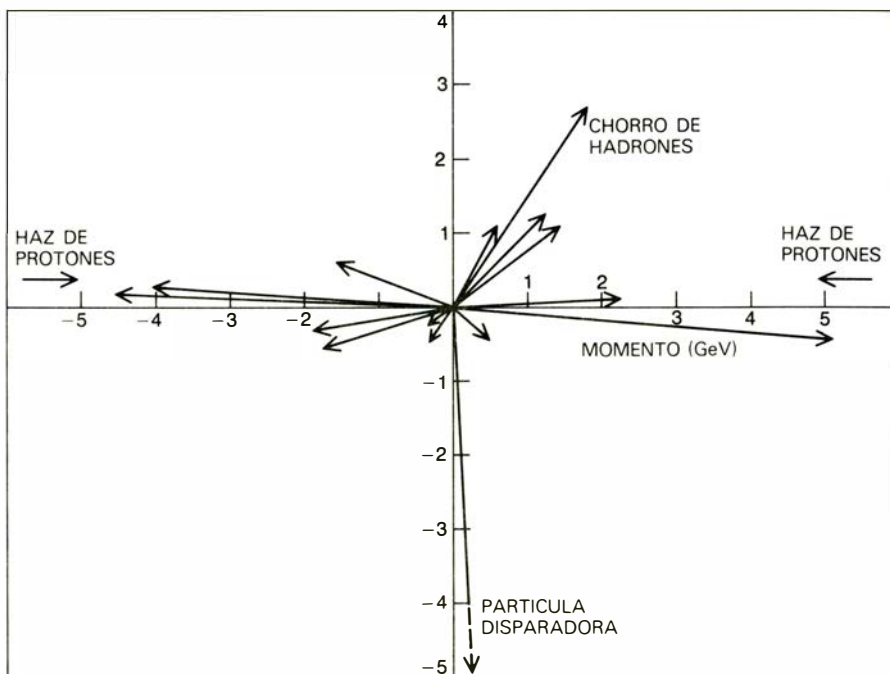


DISPERSION DE GRAN ANGULO que se toma como prueba de que las partículas poseen una estructura granular, o constituyentes duros. Cuando chocan partículas grandes y difusas apenas si se desvían de su trayectoria. Tales colisiones rasantes son también las más probables para partículas formadas por constituyentes duros; si dichos objetos duros chocan de frente, rebotan con brusquedad.

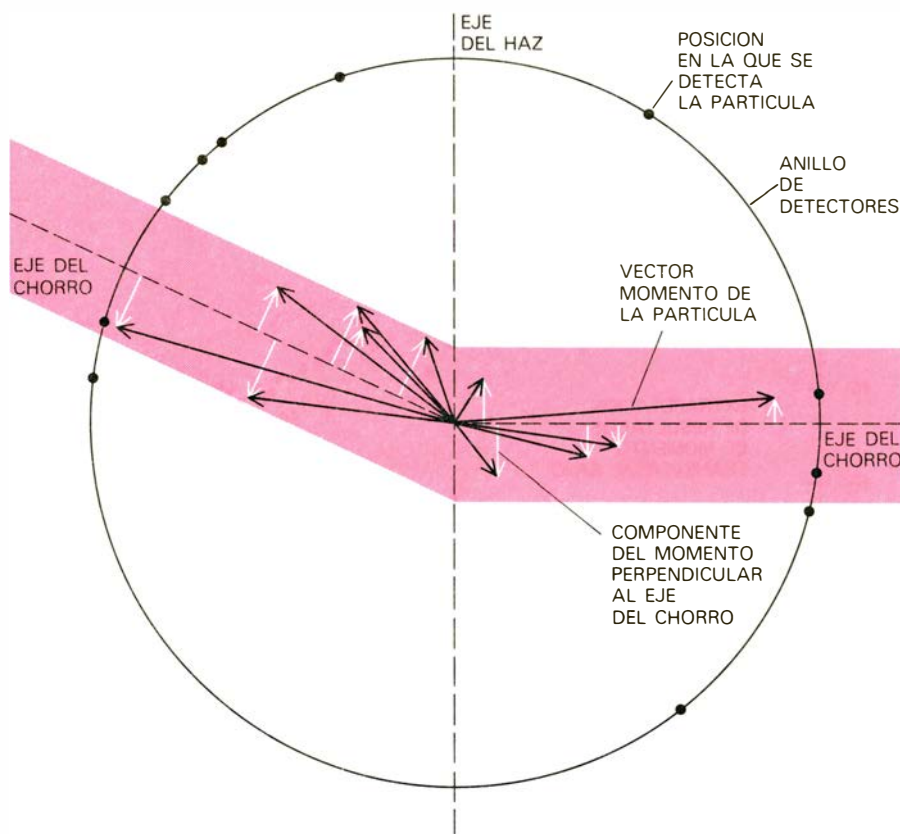
Desde entonces se han encontrado partículas que tienen un aroma adicional. Se cree que incorporan un quark con un quinto aroma; y, comoquiera que los cuatro quarks precedentes parecen organizarse en pares, se presume la existencia de un sexto aroma. Todos estos nuevos hadrones siguen el patrón especificado por el modelo de quarks. Todos los hadrones están constituidos, verosimilmente, por tres quarks o por un quark y un antiquark, de entre los cinco o seis posibles aromas. No se ha observado ninguna partícula que exigiera otro tipo de combinación.

Aparte de sus aromas, cada quark ostenta otra propiedad distintiva, que en el espíritu caprichoso que caracteriza la nomenclatura de los quarks se ha denominado color. El color de los quarks gobierna las ligazones entre ellos para formar hadrones. Hay tres colores, y sólo ciertas combinaciones de éstos parecen posibles.

El papel del color en relación con las propiedades de ligadura de los quarks en un hadrón es análogo al papel que desempeña la carga eléctrica en la ligazón de las partículas que forman un átomo. Una teoría precisa y bien comprobada describe esta última interacción: la electrodinámica cuántica. Explica la atracción o repulsión entre dos partículas cargadas como transmitida por el intercambio de fotones, o cuantos de la radiación electromagnética. Se ha formulado una teoría, construida y designada en analogía a la electrodinámica cuántica, para explicar las interacciones entre quarks coloreados: se trata de la cromodinámica cuántica. Aquí la fuerza entre los quarks viene mediada por el intercambio de gluones, partículas hipotéticas que "pegan" ("glue") los quarks entre sí. Las diferencias entre el electromagnetismo y las interacciones fuertes de los quarks resultan, en gran parte, de las diferencias entre el fotón y los gluones. En primer lugar, en tanto que sólo hay una clase de fotones, existen ocho clases de gluones. Más aún, el fotón comunica las fuerzas electromagnéticas entre las partículas cargadas, pero él no lleva carga eléctrica; debido a ello, una partícula puede emitir o absorber un fotón sin cambiar su carga eléctrica. Los gluones, por otro lado, son partículas coloreadas y por tanto están sujetos a las mismas fuerzas que transmiten. La cromodinámica cuántica ha hecho cierto número de predicciones con éxito, pero es una teoría con la que se hace difícil calcular resultados precisos y aún no ha sido confirmada con una finura ni de lejos tan buena como la que goza la electrodinámica cuántica.



DE LA COLISION FRONTAL DE DOS PROTONES resultan varios hadrones que ampliamente se dispersan. Los protones se aproximan mutuamente con velocidades iguales a lo largo del eje horizontal, y vienen a encontrarse en el centro. La mayoría de las partículas emitidas se desvían poco del eje del haz, pero una de las partículas sale con un momento a un ángulo de casi 90 grados. La detección de esta partícula disparó el aparato con el que se registró el suceso. El gran momento transversal de la partícula que ha disparado el detector queda en parte compensado con un chorro de hadrones. No tienen por qué detectarse necesariamente todas las partículas del chorro; el aparato no es sensible a las partículas eléctricamente neutras, que suelen corresponder a un tercio aproximado del momento del chorro. Según se cree, sólo los chorros transversales siguen a las colisiones duras de los quarks. La colisión fue observada en el ISR. La longitud de cada flecha es proporcional al momento de la partícula.



DEFINICION DE CHORRO en función del momento de los hadrones constituyentes. Si registráramos únicamente las direcciones de las partículas (captándolas cuando cruzaran un anillo de detectores), las observaríamos en amplia distribución. El chorro gana en cohesión cuando advertimos que la componente del momento de una partícula perpendicular al eje del chorro casi nunca supera un umbral. Las partículas dotadas de un gran momento se hallan en apretada alineación con el eje del chorro.

La existencia de varios centenares de hadrones, que corresponden a las combinaciones permitidas de quarks, y el hecho de que no se haya observado ni un solo hadrón que no pueda explicarse como combinación de éstos, constituyen una prueba sólida del modelo quark. Sin embargo, lo que podría considerarse como la confirmación más directa y más fuerte de la teoría está por llegar: nadie ha aislado todavía un quark. Este fracaso resulta más intrigante por cuanto los experimentos de colisiones profundas muestran que los quarks se mueven en el interior de los hadrones más o menos libremente como si estuvieran ligados de un modo muy débil. Parece que tendría que ser fácil arrancarlos. Sin

embargo, cuando se intenta hacerlo bombardeando un hadrón con partículas de alta energía, los fragmentos que salen no son quarks sino hadrones ordinarios, constituidos por las combinaciones usuales de quarks.

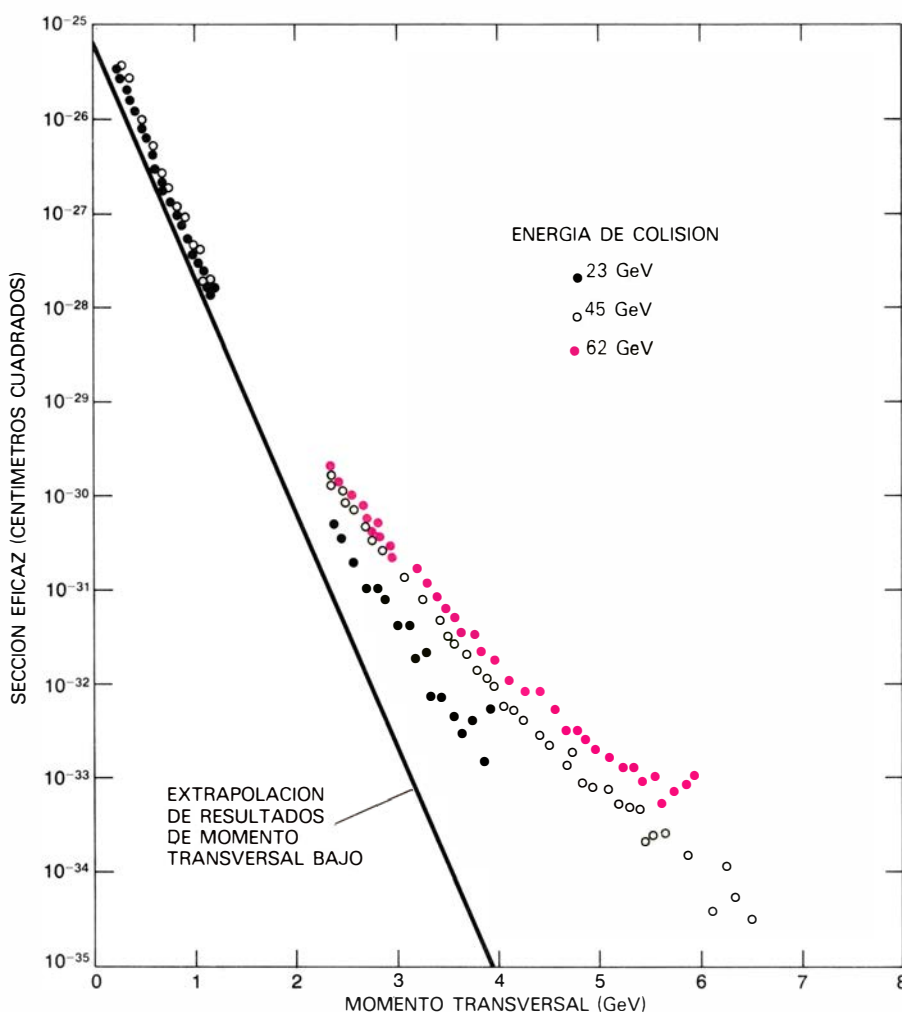
Se ha propuesto una posible explicación de este paradójico comportamiento en el contexto de la cromodinámica cuántica. Se supone que la intensidad efectiva de la fuerza entre quarks es pequeña a cortas distancias, pero crece mucho cuando los quarks están separados a distancias algo mayores que las del diámetro del protón. Esta ley de fuerza es exactamente opuesta a la que gobierna las fuerzas del electromagnetismo y de la gravitación (más familiares para

nosotros), donde las fuerzas se hacen más débiles a medida que los cuerpos se alejan. A causa de la forma peculiar de las fuerzas de color, los quarks están poco ligados en el interior del hadrón, pero la energía necesaria para extraer un quark crece sin límite cuando la separación aumenta.

Hasta ahora no se ha probado con los métodos aportados por la cromodinámica cuántica que los quarks están permanente o absolutamente confinados en un hadrón. Existe la posibilidad de que experimentos a energías más elevadas puedan producir un quark libre. Pero los físicos tienen que convivir, mientras tanto, con las consecuencias de un confinamiento aparente. Una de éstas es que los quarks no pueden examinarse como entes aislados: hay que estudiarlos *in situ*. De ahí que el camino mejor para llegar a ellos sea a través de sucesos de colisión de gran ángulo, en los que una colisión dura entre un quark y una partícula de prueba (que puede ser otro quark o un gluon) da origen a un chorro de hadrones.

Las colisiones entre partículas se visualizan más fácilmente en aquel sistema de referencia donde el centro de masa de las partículas que chocan está en reposo. En ese sistema de referencia, las partículas que chocan avanzan una contra otra con momentos iguales y opuestos; si tienen, además, la misma masa, chocan frontalmente con velocidades iguales y opuestas. Igual que ocurre en el choque frontal de dos automóviles, que quedan parados, ambas partículas ceden toda su energía cinética.

En los experimentos donde una partícula acelerada golpea un blanco que se halla estacionario, la fisonomía del suceso en el sistema de referencia del laboratorio cambia por completo. El centro de masa no se encuentra en reposo, sino que avanza en la dirección del haz, incluso después del choque. El aspecto del suceso queda, pues, muy alterado; por ejemplo, un chorro de partículas emitido a un ángulo de 90 grados con la dirección del haz en el sistema de referencia del centro de masa es arrastrado ahora en la dirección del movimiento de las partículas, por lo que parece separarse de la dirección del haz en tan sólo unos pocos grados. Para ver los sucesos de la forma más simple, deberíamos correr paralelamente al haz con la misma velocidad que el centro de masa. Esto, obviamente, resulta poco práctico, pero hay transformaciones matemáticas que cumplen esa misión: convierten direcciones y energías de las partículas observadas en el laboratorio en valores equi-



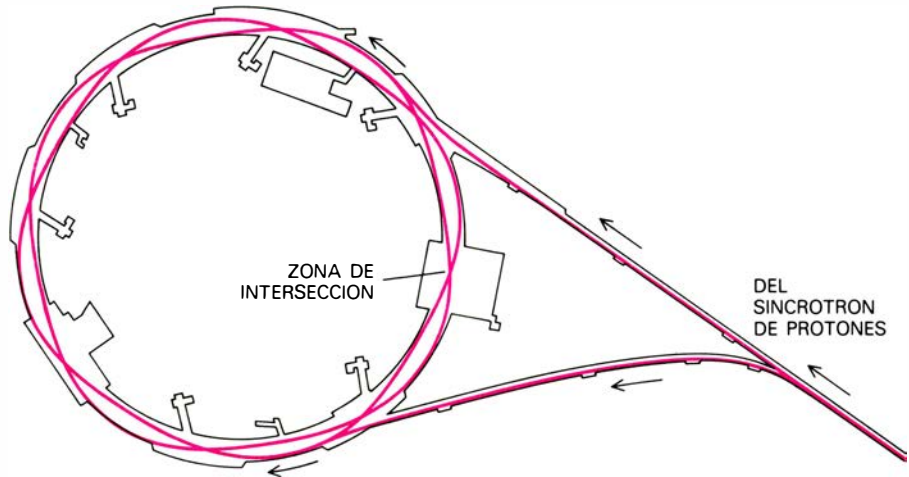
PARTICULAS CON MOMENTO TRANSVERSAL ALTO. Rara vez se emiten en colisiones protón-protón; pero su número crece a los mayores valores observables del momento transversal. La producción de partículas se da en términos de una sección eficaz, o área efectiva, que mide la probabilidad de una interacción. A momentos transversales por debajo de 1 GeV (mil millones de electronvolt) la probabilidad de emisión de una partícula disminuye continuamente a medida que aumenta el momento transversal de las partículas. A valores del momento transversal más altos, la probabilidad prosigue su descenso, aunque no con la rapidez que haría presumir una extrapolación de los resultados a momentos transversales más bajos. Por ejemplo, la probabilidad de observar una partícula con un momento transversal de 4 GeV viene a ser unas 1000 veces mayor que la que se esperaría de una extrapolación. Más aún, la probabilidad a momentos transversales bajos es casi independiente de la energía con la que colisionan los protones; por contra, a altos momentos transversales, la energía de colisión tiene una importancia decisiva. La producción anómalamente grande de partículas con alto momento transversal constituyó la primera prueba de las colisiones duras de quarks contra quarks. Y el hecho lo publicaron simultáneamente tres grupos experimentales adscritos a los Anillos de Almacenamiento del CERN.

valentes en el sistema de referencia del centro de masas. Examinaremos experimentos con blanco estacionario como si esas transformaciones se hubieran realizado.

En física de altas energías hay un tipo de experimentos donde el centro de masa se halla estacionario y donde las colisiones ocurren de la forma más simple, aun cuando se observen en el sistema de referencia del laboratorio. Se trata de los sucesos en que dos partículas son aceleradas hasta alcanzar el mismo momento y se las hace chocar frontalmente. Tales colisiones se logran mediante anillos de almacenamiento de partículas, donde haces de partículas circulan en direcciones opuestas y se cruzan en cada revolución. La energía liberada por la colisión es la suma de las energías de los dos haces.

Se están realizando experimentos de colisiones entre electrones y sus antipartículas, los positrones, en anillos de almacenamiento de varios laboratorios: en el SLAC y en el Síncrotron de Electrones Alemán (DESY) cerca de Hamburgo, entre ellos. Ambas instituciones han venido usando anillos electrón-positrón desde los primeros años de la década de los setenta, con energías de colisión máximas del orden de 10 GeV. Tanto el SLAC como el DESY han iniciado la construcción de anillos mayores, capacitados para producir choques con energías de colisión que triplican las de los anteriores. El nuevo anillo del DESY, que se llama PETRA, entró en funcionamiento la primavera pasada. Y se pueden lograr energías todavía más altas en las colisiones de protones con protones. La única máquina de éste en funcionamiento es el ISR del CERN; tienen una energía máxima de 63 GeV, la mayor energía del sistema centro de masa que puede alcanzarse con un instrumento en física de partículas.

El resultado de una colisión frontal se interpreta de un modo quizá más fácil si la interacción es de electrón-positrón. Por tratarse de partícula y antipartícula, electrón y positrón se aniquilan cuando chocan, originándose un estado de energía electromagnética pura. Estado que podemos representar como un fotón de alta energía, un fotón con extrañas y paradójicas propiedades. Por ley fundamental de la naturaleza, la energía y el momento deben conservarse en todos los procesos físicos. Para que la energía se conserve en una colisión electrón-positrón, el fotón ha de ostentar una energía de varios miles de millones de electronvolt, que le han suministrado las partículas que se han ani-



ANILLOS DE ALMACENAMIENTO cruzados o interseccionantes del CERN. Proporcionan colisiones frontales entre protones de dos haces que giran en sentido contrario. Los protones suministrados por un sincrotrón se inyectan, en el sentido de las agujas del reloj, en uno de los anillos y en sentido contrario a las agujas del reloj, en el otro, y pueden mantenerse luego en una órbita estable a lo largo de muchas horas. Cada haz posee una energía máxima de 31,5 GeV; la energía total de la colisión alcanza 63 GeV. Las colisiones ocurren en ocho regiones, allí donde los anillos entrelazados se cruzan.

quilado. Un fotón puede tenerla, y desplazándose a la velocidad de la luz, deberá poseer también una cantidad substancial de momento. El momento neto del electrón y del positrón es, sin embargo, nulo, puesto que se mueven a la misma velocidad en direcciones opuestas. Por tanto, el fotón tendrá momento nulo y no podrá moverse en absoluto.

Encontramos una salida a esa aporía en el principio de indeterminación de la mecánica cuántica, que permite fluctuaciones momentáneas en la energía y el momento de una partícula, mientras no duren demasiado tiempo ni se extiendan a distancias demasiado grandes. El fotón puede, pues, existir por un breve intervalo de tiempo aun cuando su energía y momento no guarden la debida relación, pero ha de desintegrarse en un período finito en un conjunto de partículas que conserven la energía y el momento. Este fotón se llama una partícula virtual, para distinguirlo de un fotón real, cuya vida media es ilimitada.

Tal fotón virtual puede desintegrarse en cualquier conjunto de partículas que conserven la energía y el momento y retengan otras varias propiedades que deban asimismo mantenerse, la carga eléctrica por ejemplo. Estas condiciones se cumplen de la forma más simple posible si el fotón virtual se desintegra en un estado constituido por dos partículas, una de las cuales sea la antipartícula de la otra. La energía se conserva mientras la masa combinada del par no sea mayor que la energía total del electrón y el positrón. El momento se conserva si la partícula y la antipartícula se separan a la misma velocidad y en direcciones opuestas (que no tienen por qué coinci-

dir con el eje de los haces del electrón y el positrón; antes bien, pueden seguir cualquier orientación en el espacio). También se conserva la carga eléctrica y otras cantidades análogas.

A bajas energías, uno de los esquemas de desintegración más usuales del fotón virtual es la regeneración de otro par electrón-positrón, dotado de la misma energía que el par original. Otro posible resultado es la creación de dos muones, uno con carga positiva y otro con carga negativa. Si aplicamos, a la región de interacción, instrumentos adecuados, podemos detectar el par electrónico o el par muónico, con la impronta característica de dos partículas de cargas opuestas que se mueven en direcciones opuestas. Mayor interés encierra una tercera forma de desintegrarse. Si la energía de la colisión es suficientemente elevada, el fotón virtual puede originar un quark y un antiquark. Sin embargo, el quark y el antiquark no llegan, en su estado nativo, a los detectores. En su lugar se ven dos chorros de hadrones, emitidos en direcciones iguales y opuestas.

Aunque en un chorro puede aparecer cualquier clase de hadrón, los piones son con mucho el tipo más común. Con las energías de colisión de que disponemos hoy día se pueden emitir una docena o más de partículas. Entre ellas habrá, en general, partículas con carga positiva y otras con carga negativa, así como partículas eléctricamente neutras. Estas últimas (las neutras) no se detectan en algunos experimentos debido a que la mayoría de los detectores de partículas se basan en la ionización causada por una carga eléctrica en movimiento. Sin embargo, cuando las partículas neutras

pueden detectarse se encuentra siempre que el sistema completo de hadrones emitidos cumple todas las leyes de conservación. Así, la carga total de los hadrones es cero y también lo es su momento total.

La conversión de un único par quark-antiquark en distintas formas de hadrones constituye el proceso más misterioso en la creación de un chorro. Quizá hayamos de esperar, para descubrirla plenamente, a conocer mejor la naturaleza de la carga de color. Es evidente que el quark y antiquark desnudos se "visten", de alguna forma, y por sí mismos, con otro par quark-antiquark antes de emerger en distancias macroscópicas, donde pueden detectarse. Mientras todas las partículas creadas en este proceso encierran cantidades iguales de materia y antimateria, se cumplirán todas las leyes de conservación. Hay, por supuesto, una condición de tipo energético que obliga: la masa total de todas las partículas creadas no podrá exceder la energía aportada a la colisión por el electrón y positrón que se han aniquilado.

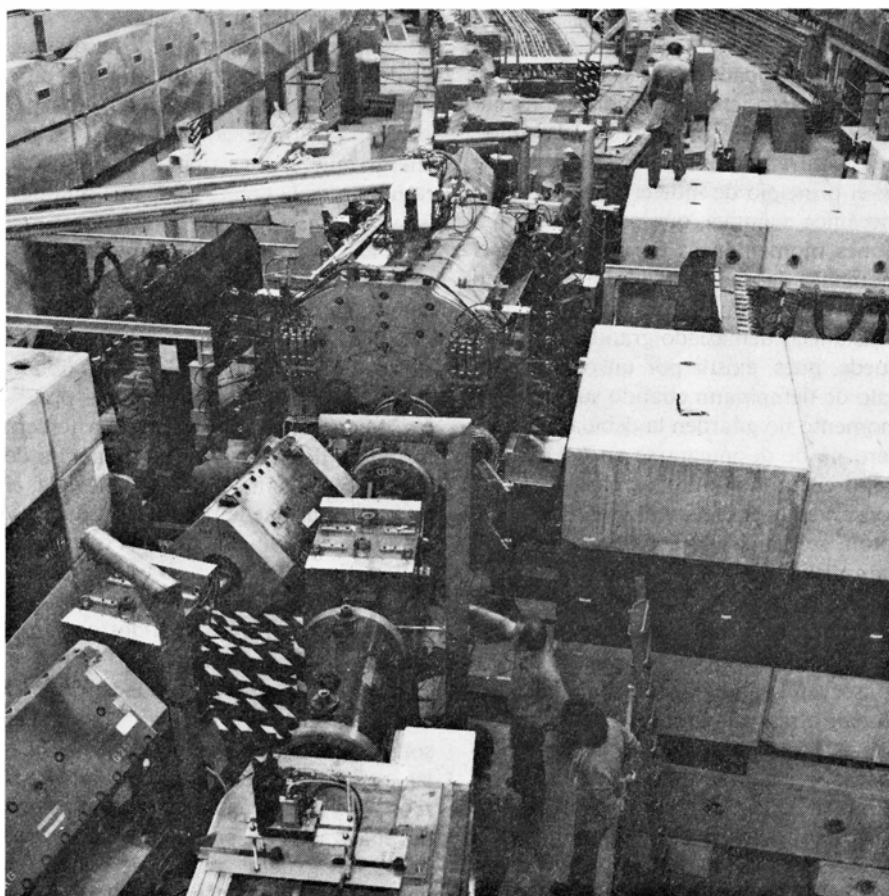
Las dos clases de quarks que forman los constituyentes hadrónicos de la materia ordinaria se representan por u y d . Supongamos que el par primitivo creado por la desintegración del fotón virtual consta de un quark u y su correspondiente antiquark, que se designa por \bar{u} . Antes de que estas partículas se hayan distanciando un espacio apreciable, debe haberse creado al menos otro par. Supongamos que esté formado por un quark d y su antiquark \bar{d} . A continuación, el quark u puede asociarse con el antiquark \bar{d} , combinación ésta que define la estructura de un pion cargado positivamente. El quark d y el antiquark \bar{u} restantes constituyen un pion cargado negativamente. En este caso, el estado final estaría integrado por sólo dos partículas; en general, no obstante, hay creación adicional de pares, lo que conduce a conjuntos más complejos de hadrones.

Los pares de quarks y los pares de muones creados en la aniquilación electrón-positrón parecen originarse a través del mismo procedimiento (esto es, vía

desintegración de un fotón virtual). Resultaría pues razonable que su distribución angular media, calculada a partir de muchos sucesos, también debería ser la misma. Al someter a contrastación esta hipótesis, topamos con la dificultad de que no podemos medir la dirección de salida de los quarks. Se sabe, sin embargo, que el conjunto de todos los hadrones surgidos de un quark dado han de conservar el momento del quark. Cabe, pues, añadir los momentos de todos los hadrones en un chorro para definir el vector momento del chorro como un todo. La dirección marcada por este vector es el eje del chorro, y debería coincidir con la dirección del movimiento del quark original. Experimentos realizados en SLAC y en DESY han comparado la distribución angular de los chorros con la distribución de los muones; se ha visto que están en buen acuerdo.

El número total de sucesos en los que se crean muones y el número en los que se crean hadrones deberían también estar relacionados, relación que no es función de la energía de la colisión. En otras palabras, el cociente de los sucesos hadrónicos y los muónicos debería aproximarse a un valor constante e independiente de la energía de colisión. El valor esperado de este cociente sólo depende del número total de tipos de quarks y de sus cargas eléctricas; por tanto, puede calcularse directamente en el modelo quark. Suponiendo que sólo existan los tres quarks del modelo original de Gell-Mann, cada uno de los cuales aparece en tres colores, el valor predicho para este cociente es 2. A energías inferiores a 3 GeV, esta predicción se confirma. Por encima de 3 GeV, se crea un número significativo de partículas encantadas, de suerte que el cuarto quark, el encantado, debe incluirse en el cálculo. Añadiendo el quark encantado (de nuevo con tres colores posibles), el valor predicho cambia a 10/3, confirmado experimentalmente también. Ese notable acuerdo entre teoría y observación se ha corroborado una vez más en la llanura de energías siguiente, donde debe introducirse un nuevo tipo de quark.

A primera vista, un chorro de partículas no siempre lo parece. Si el punto de aniquilación estuviera rodeado por un detector esférico que sólo indicara la posición de cada hadrón al cruzar la superficie esférica, las partículas que forman los dos chorros podrían estar repartidas por una gran extensión. La configuración del chorro se hace más coherente, sin embargo, si se señala, además de la dirección, el momento de cada partícula. Resulta, en general, que las partículas poseedoras de un momento total



ZONA DE CRUCE en el ISR, instrumentada mediante un gran sistema de detectores para partículas con alto momento transversal. Los dos haces de protones circulan en tubos, ocultos por los imanes necesarios para torcer y enfocar los haces. El propio cruce se da en el interior de un gran imán que forma parte del sistema de detección. El imán dobla las trayectorias de las partículas emitidas; así podemos medir su momento. Detectores electrónicos erizan los lados del imán y, a mayor distancia, dos grandes láminas de cristal recubiertas por paño negro sirven como detectores de disparo. Bloques de cemento y plomo dan apantallamiento contra la radiación cuando los anillos están en funcionamiento. En el experimento en cuestión trabajan físicos adscritos al CERN ginebrino y de tres universidades.

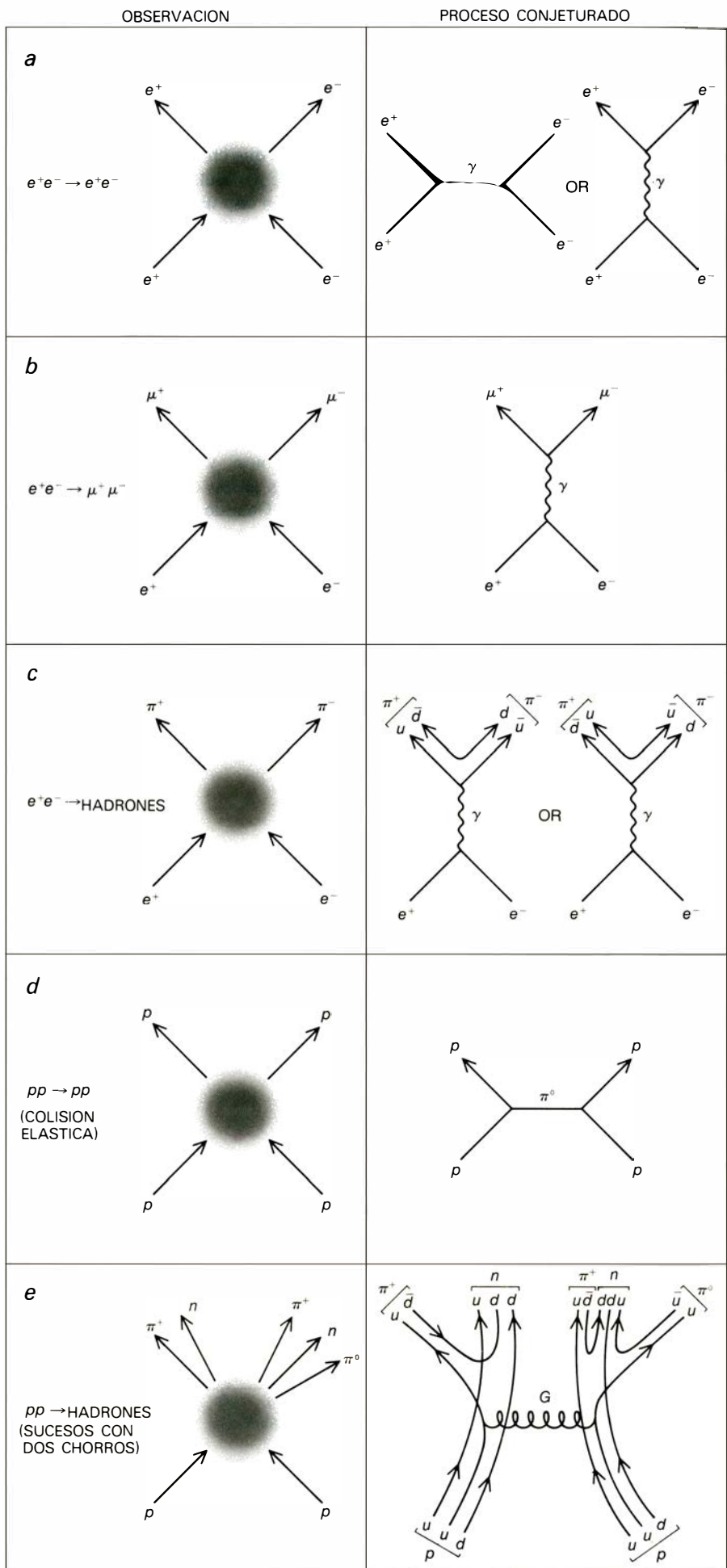
mayor avanzan en estrecha vecindad con el eje del chorro. Las partículas más alejadas de él llevan poco momento. En realidad, el chorro puede definirse en función de esa relación. Se dice que una partícula forma parte de un chorro si la componente del momento perpendicular al eje del chorro está por debajo de cierto umbral. Con esta regla una partícula que se mueva rápidamente, y dotada de un gran momento, debe casi coincidir con el eje del chorro para poderla incluir en él; mas para una partícula que se mueva lentamente no importa tanto la dirección.

La tendencia que posee el momento de la partícula a concentrarse a lo largo del eje del chorro se hace más pronunciada a medida que aumenta el momento total del chorro. Esta relación se deduce fácilmente de una observación sencilla: el número de partículas de un chorro crece menos deprisa que el momento total del chorro. Supongamos que el momento total se duplica: el número de partículas crecerá, aunque en un factor menor de 2. De ello se deduce que el momento medio de las partículas ha de ser más alto. Si la componente perpendicular del momento no sobrepasa cierto umbral, entonces los vectores momento de las partículas deben estar más alineados, esto es, deben acercarse hacia el eje del chorro.

Sucede que el momento perpendicular

e^- ELECTRON	n NEUTRON
e^+ POSITRON	γ FOTON
$\mu^- \mu^+$ MUONES	$u \bar{d}$ QUARKS
$\pi^- \pi^+ \pi^0$ PIONES	$\bar{u} \bar{d}$ ANTIQUARKS
p PROTON	G GLUON

PARTICULAS VIRTUALES sirven de intermediarios entre los quarks dispersados y otras partículas. Las partículas virtuales no pueden sobrevivir un tiempo suficientemente largo ni desplazarse a lo largo de una distancia que permita detectarlas; de ahí que debamos deducir su función a partir de los productos de la interacción observados a grandes distancias. Cuando chocan un electrón y un positrón puede ocurrir lo siguiente: (a) que reboten intercambiando un fotón virtual; (b) que el electrón y el positrón se aniquilen entre sí, produciendo un fotón virtual que puede entonces desintegrarse en un nuevo par electrón-positrón o en un muon positivo y uno negativo; (c) el fotón virtual puede también producir un quark y un antiquark, pero a diferencia de los electrones y de los muones los quarks nunca son observados a grandes distancias (en su lugar se aprecian piones y otros hadrones; de alguna forma el quark y el antiquark se "visten" mediante otros pares de quarks-antiquarks). Las colisiones entre protones vienen también mediadas por partículas virtuales (d); la partícula intercambiada puede ser un pion virtual. Sin embargo, en sucesos de colisiones duras, los propios quarks chocan, no el protón considerado como un todo, y el cuanto intercambiado se llama gluon. De nuevo se crean pares de quarks y antiquarks que dan origen a chorros de hadrones (e). Sobre este mismo epígrafe se indica la clave de los símbolos de las partículas referidas.



lar medio de las partículas en un chorro está limitado por unos 0.3 GeV, independientemente del momento total del chorro. Aunque tal límite pueda parecer misteriosamente arbitrario, hay una explicación plausible del mismo: la componente perpendicular del momento y la componente paralela al eje del chorro se originan en procesos distintos, que son en gran parte independientes uno del otro. La pequeña componente perpendicular se debe verosimilmente a interacciones cuya longitud de escala característica resulta comparable al tamaño del hadrón entero. La componente paralela mayor está asociada con las interacciones directas de los quarks puntuales. Esta distinción se clarifica en los chorros producidos en las colisiones protón-protón, en las que existen quarks y hadrones desde el momento inicial.

Hasta aquí nos hemos centrado principalmente en experimentos en los que hadrones son bombardeados por leptones

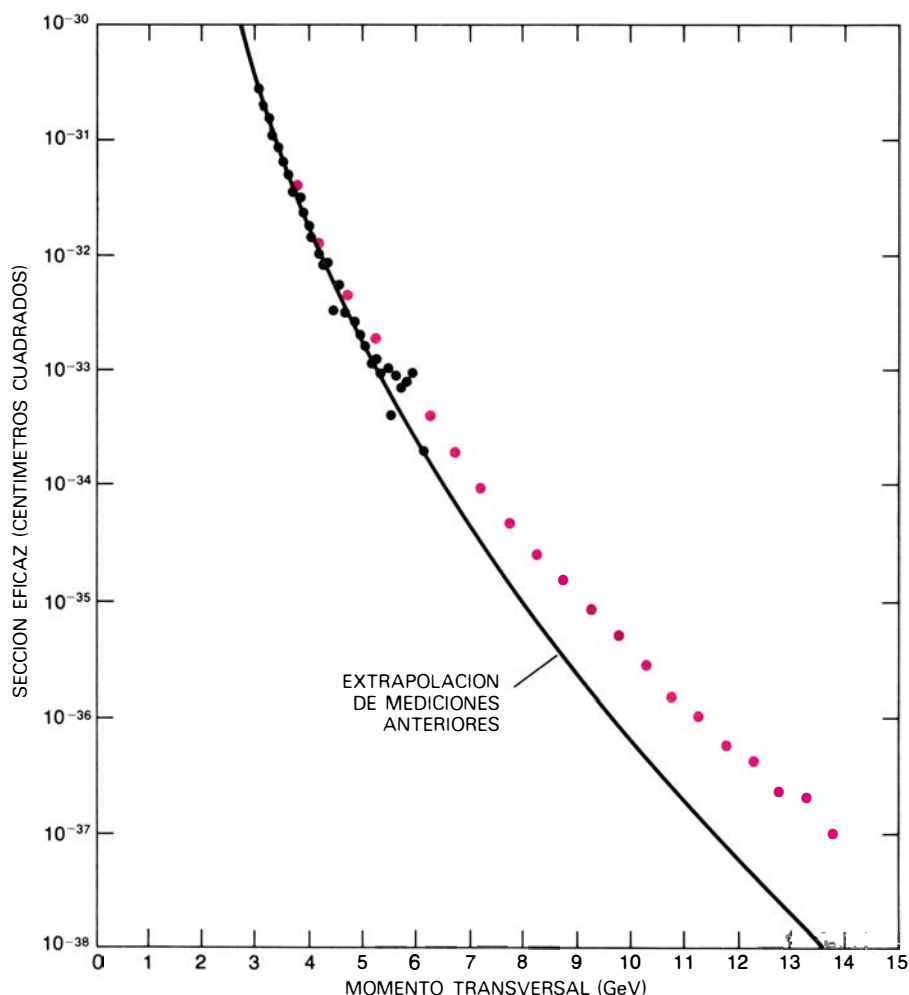
o en aquellos otros en que los hadrones surgen a partir de la aniquilación de leptones. Es razonable pensar que la estructura de quarks de los hadrones tendrá que hacerse evidente cuando las partículas que chocan son hadrones. Un chorro de partículas que salieran de una tal colisión con un momento transversal a la dirección del haz elevado daría una señal directa de una interacción de corto alcance entre dos quarks. La interpretación más obvia de estos sucesos es la siguiente: uno de los constituyentes es expulsado de cada protón y, a continuación, origina un chorro de hadrones.

Por estar dotados los hadrones de estructura interna, es por lo que resulta más difícil llevar a cabo experimentos protón-protón y la interpretación de éstos más ardua que en el caso de los leptones. Cuando un electrón se emplea como prueba de la estructura del protón, el proyectil al menos es simple, verosimilmente puntual y su naturaleza

conocida. Una teoría precisa, la electrodinámica cuántica, describe su interacción. En las colisiones protón-protón, prueba y blanco son objetos complejos y la teoría que los describe, la cromodinámica cuántica, está ella misma sujeta a contrastación. A pesar de estas dificultades, se han investigado chorros de hadrones en colisiones protón-protón a lo largo de una amplia serie de experimentos que se han desarrollado durante los últimos años. En experimentos de blanco fijo se han estudiado con el gran sincrotrón de protones del Fermi National Accelerator Laboratory (Fermilab), instalado en los alrededores de Chicago. En el ISR, del CERN, se han observado las colisiones más violentas.

Dado un aparato ideal, un experimento de colisiones no tiene por qué resultar demasiado difícil. Se podrían construir detectores que rodearan totalmente la zona de interacción, de suerte que se interceptara toda partícula saliente. Se identificaría cada partícula, fuera neutra o cargada, se medirían sus respectivos momentos y energías. Más aún, las colisiones, con independencia de su resultado, se documentarían así, de manera que los sucesos interesantes se elegirían luego para un análisis detallado.

Los aparatos reales exigen, empero, cierto número de compromisos. El detector no puede abarcar el ángulo sólido total que rodea la zona de interacción, ni identificar cada partícula; por tanto, la reconstrucción de los sucesos resulta con habitual frecuencia incompleta. Además, tampoco es práctico registrar los resultados de cada colisión y luego escoger los resultados con sucesos interesantes. Aun cuando el detector y los ordenadores con los que se comunica fueran capaces de registrar los datos a un ritmo adecuado, se necesitarían años de trabajo para seleccionar las escasas colisiones duras de los millones o miles de millones de colisiones rasantes. Se impone establecer algún criterio para identificar una colisión dura cuando tiene lugar. El detector se dispara entonces para aquellos sucesos que cumplan el criterio, despreciándose todos los demás. En la mayoría de los experimentos realizados hasta ahora, el suceso que dispara el mecanismo de detección es la salida de una partícula al menos dotada de gran momento que es transversal a la dirección del haz. Si el umbral de disparo se sitúa en 3.5 GeV, quedan seleccionados unos pocos sucesos de cada millón. Elevando el umbral a 6 GeV se reduce la fracción a unos cuantos por mil millones.



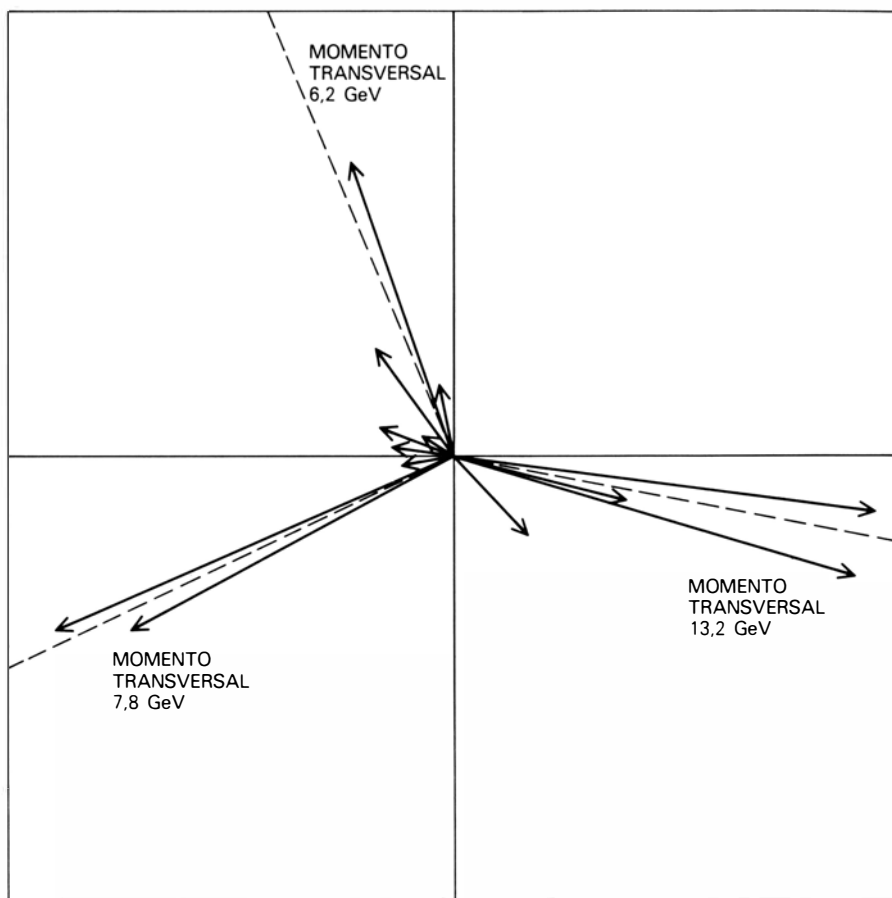
AUMENTO DE PRODUCCION de partículas con alto momento transversal. Dicho aumento prosigue para valores aún más altos del momento transversal, según se desprende de los resultados de recientes experimentos llevados a cabo en el ISR. Los resultados primitivos se muestran en negro; los datos nuevos, en color. Se alejan de forma significativa del ritmo de producción extrapolado de las mediciones a momento transversal bajo. Una anomalía adicional podría indicar que la colisión dura de quarks y gluones ha pasado a ser la componente dominante de la interacción protón-protón. Los datos fueron registrados en el detector mostrado antes. El efecto ha sido observado por otros dos grupos del ISR.

Un inconveniente de tal mecanismo de disparo es que no sólo rechaza las colisiones rasantes, sino también un buen número de colisiones frontales. Si el umbral se situara en 6 GeV, registraríamos un chorro con un momento total de 6 GeV únicamente en la circunstancia, muy improbable, de que todo el momento se lo haya llevado una partícula. Es más probable que el momento se haya distribuido entre varias partículas (por ejemplo, tres hadrones que pueden tener 2 GeV cada uno); ahora bien, ninguna partícula de éstas acarrearía entonces energía suficiente para disparar el detector. Los resultados están, por tanto, desviados hacia los sucesos improbables en los que una sola partícula se lleva una fracción substancial del momento total.

Hay otra forma de disparar los detectores, recientemente desarrollada en el Fermilab y, más tarde, en el CERN. Se emplea un tipo de detector llamado calorímetro, que da una señal de disparo cuando la energía total depositada en el calorímetro excede cierto valor, y no cuando la partícula supera cierto momento. Por este método el ritmo de registro de sucesos aceptables crece en dos o tres órdenes de magnitud.

Aunque el estudio de chorros es más directo en aniquilaciones electrón-positrón que en colisiones de hadrones, conviene que se lleven a cabo ambas líneas de experimentación. Primero, porque interesa grandemente catalogar las semejanzas y las diferencias entre los chorros producidos por estas reacciones tan distintas. La ventaja de las colisiones de hadrones radica en que suministran una visión directa de las interacciones entre quarks y gluones. Por ahora, los anillos de almacenamiento electrón-positrón proporcionan chorros de más alta energía, pero este papel pasará pronto a experimentos donde entren en colisión protones con antiprotones a energías unas 10 veces mayores que las de las colisiones protón-protón en los ISR.

Supongamos que un chorro de gran momento transversal haya sido detectado a raíz de una colisión protón-protón; ni siquiera entonces será tarea sencilla reconstruir los sucesos que originaron tal chorro. La propia interacción es mucho más complicada que la de un electrón y un positrón. En general se producen más partículas: un promedio de 16 a las más altas energías usadas en el ISR. Los dos chorros no aparecen necesariamente en direcciones iguales y opuestas, ni siquiera en el sistema de referencia definido por el centro de masa de los dos protones que chocan. Y ello



PROCESO DE TRES CHORROS observado en las colisiones electrón-positrón en el anillo de almacenamiento PETRA, en las cercanías de Hamburgo. Dos de ellos constan de cinco partículas detectadas; el tercer chorro tiene seis trazas. Las líneas punteadas indican los ejes de los chorros, definidos por el momento medio de las partículas detectadas. Igual que los sucesos con dos chorros, se cree que los tres chorros se originan con la creación de un quark y un antiquark. Una de estas partículas emite entonces un gluón real, que se desintegra en otro quark-antiquark y, de aquí, en otro chorro de hadrones. El suceso fue registrado por los físicos que manejaban el detector TASSO; otros grupos de investigadores que trabajan en el anillo hamburgués PETRA han observado también esos chorros triples ("trijets").

por la siguiente razón: los quarks pueden moverse con relativa independencia en el interior de un protón; por tanto, un quark considerado no lleva una fracción fija, ni siquiera predecible, del momento total del protón.

La influencia más perturbadora al interpretar los datos protón-protón es que la producción de un chorro transversal no es el único proceso que tiene lugar durante la colisión. Cuando chocan un electrón y un protón, la colisión es o bien rasante o dura; cuando los dos protones chocan, en cambio, ¡la colisión puede ser de ambos tipos simultáneamente! Las colisiones rasantes son, por supuesto, las más comunes. Resultan de interacciones en las que interviene sólo la estructura difusa de gran escala del protón, y dan origen a partículas cuyo momento se desvía poco del original de las partículas que chocan. En otras palabras, dan origen a chorros longitudinales, que permanecen relativamente alineados con el eje del haz. Se cree que los sucesos de colisiones duras se deben a la

colisión directa de un quark de un protón con un quark del otro protón; un gluón puede chocar también con otro gluón o con un quark. Pero, cuando chocan quarks o gluones, las partes más difusas del protón pueden también interaccionar. Lo que explica que aparezcan chorros transversales superpuestos a los longitudinales en lugar de presentarse en sustitución de ellos. No siempre es fácil decidir qué proceso originó a una partícula determinada.

A las menores energías de colisión y a los momentos transversales más bajos dominantes hasta hace pocos años, para demostrar la existencia de chorros sólo cabía recurrir a una técnica estadística: analizando las correlaciones de los hadrones que aparecían en lugares opuestos del eje del haz. Con energías más altas y con umbrales de disparo de los detectores a momentos más elevados, el análisis ha ganado en sencillez. Podemos observar un chorro con sólo prestar atención al diagrama de un suceso. No queda ya ninguna duda sobre la existen-

cia de chorros transversales, tanto en las aniquilaciones electrón-positrón como en las colisiones protón-protón.

Del análisis de los chorros transversales observados en el ISR se desprende que las colisiones de quarks tienen cierto número de semejanzas con las colisiones con leptones. Por lo que respecta a las partículas que componen los chorros transversales (no para las partículas de los chorros longitudinales) la atribución del momento a componentes paralelas al eje del chorro y perpendiculares a él es similar en los choques de leptones y de protones. Este hallazgo sugiere que el proceso por el que los quarks aislados se visten con pares quark-antiquark quizá sea el mismo en las dos clases de experimentos. Habrá que esperar, no obstante, nuevos trabajos, para confirmar esta conjetura.

Los resultados obtenidos por varios grupos experimentales en el ISR constituyen una prueba sólida en favor de otra conjetura muy anterior, la denominada invariancia de escala de Feynman (en honor de Richard Feynman). La hipótesis de invariancia de escala mantiene que, en promedio, cada hadrón de un chorro transversal debe llevar una proporción fija del momento total del chorro (más que una cantidad fija de momento) a medida que el momento total del chorro aumenta. Por tanto, la forma básica del chorro y la forma en que se descompone en fragmentos no debería variar con el momento.

La existencia de chorros ha quedado ya bien establecida. De ahí que la discusión se centre hoy en la naturaleza de los constituyentes que dan origen a los chorros y en la teoría necesaria para dar cuenta de tales constituyentes. Los físicos teóricos no acaban de ponerse de acuerdo sobre si los resultados de los experimentos protón-protón confirman las predicciones de la cromodinámica cuántica.

Parece correcto afirmar que los sucesos observados hasta ahora no corroboran con exacta precisión ningún cálculo detallado que pueda realizarse hoy día en cromodinámica cuántica. Sin embargo, la discrepancia puede obedecer a las limitaciones de los procedimientos matemáticos de que disponemos, y no a un defecto de la teoría. Las interacciones fuertes que actúan entre los quarks hacen difícil calcular con precisión el comportamiento de un quark en muchos casos, aun cuando en principio dicho comportamiento está determinado por la teoría. Los cálculos detallados son prácticos sólo en el caso particular en que los quarks están muy juntos, situación en la que las fuerzas de color son débiles. Las

colisiones en las que los chorros se emiten con gran momento transversal prueban la estructura de los quarks a pequeñas distancias, pero falta demostrar que las distancias alcanzadas hasta ahora son suficientemente pequeñas para que puedan ser descritas por la teoría.

En esencia, los resultados experimentales observados hasta la fecha son más complicados de lo que cabría esperar para las interacciones de la máxima sencillez posible entre constituyentes puntuales. Algunos teóricos piensan, sin embargo, que los sucesos representan colisiones de quarks y gluones individuales y que la forma de los chorros aparecerá más sencilla cuando se observen a momentos transversales más elevados. Para otros, las discrepancias entre experimentación y teoría tienen una razón más fundamental, y los chorros observados reflejan interacciones de algunas estructuras más extensas dentro del protón, como un sistema ligado de un quark y un antiquark.

Pero ambos grupos coinciden en confiar en que la forma de los chorros se hará más sencilla a más altos momentos transversales. Ya se han observado indicaciones de esta simplificación en experimentos recientes protón-protón llevados a cabo en el ISR, donde el máximo momento transversal ha sido elevado hasta casi 14 GeV. Para piones de momento transversal más alto (por encima de 6 GeV) el ritmo de producción se encontró ligeramente superior al ritmo extrapolado a partir de resultados anteriores. Este hecho es coherente con el modelo teórico en el que las colisiones de quarks y gluones individuales siguen los postulados de la cromodinámica cuántica en su forma más simple.

La prueba definitiva de la cromodinámica cuántica exigirá experimentos con chorros de momento transversal más alto todavía; para producir estos chorros se requerirán haces de partículas con energías más elevadas. Los nuevos anillos de almacenamiento en fase de anteproyecto o de construcción provocarán que los haces sean más energéticos. En el CERN y en el Fermilab se han hecho proyectos para almacenar haces de protones y antiprotones que giren en sentidos opuestos, con energías desde 250 GeV a 1000 GeV, en grandes sincrotrones. Un conjunto de anillos entrecruzados para colisiones protón-protón, similares al ISR en su forma, aunque a mayor escala, se están construyendo en el Brookhaven National Laboratory; tendrá una energía máxima en el sistema centro de masas de 800 GeV, 10 veces más que en el ISR. Un proyecto de mayores ambiciones, que está en fase

de estudio en Europa, es el anillo de almacenamiento electrón-positrón, llamado LEP, con una circunferencia de unos 30 kilómetros y una energía máxima en centro de masas de alrededor de 200 GeV.

En el entretanto, el anillo de almacenamiento PETRA que entró en funcionamiento el año pasado en el DESY ha producido los primeros ejemplos de una nueva clase de chorros de hadrones. Cuatro grupos experimentales en el PETRA, que han venido trabajando de un modo independiente y con distintos tipos de detectores, han observado aniquilaciones electrón-positrón que dan origen a tres chorros en vez de dos. La cromodinámica cuántica ofrece una posible explicación de estos chorros triplicados ("trijets"). Como en los otros sucesos inducidos por leptones, se desintegra un fotón virtual produciendo un quark y un antiquark, aunque una de estas partículas reduce su energía emitiendo espontáneamente un gluon real. Las tres partículas continúan separándose; cada una de ellas adquiere su propia escolta de quarks y antiquarks, acabando por formarse tres chorros de hadrones.

En la década de los 50 existía la esperanza de que las energías más elevadas simplificarían la física de las interacciones fuertes. Todos los efectos complicados que ahora pueden atribuirse al tamaño finito de los hadrones desaparecerían, y las interacciones fuertes se conocerían, por fin, con la misma facilidad con que se comprendían las electromagnéticas. De los objetivos fijados en dicha década, ya tenemos las altas energías, pero está por llegar la gran simplificación esperada. Sólo en las colisiones donde se transfiere una notable cantidad de momento de una partícula a otra ha aparecido la sencillez. Se trata de las colisiones en las que la estructura de la materia se prueba hasta las distancias más pequeñas. Para seguir avanzando habrá que alcanzar energías todavía más altas.

En la persecución de este horizonte huido es mucho lo que se ha aprendido sobre las interacciones, por muy complicadas que sean, observadas a las energías que son hoy por hoy accesibles. Se ha descubierto un nuevo nivel en la estructura de la materia. Los chorros de hadrones, junto con otros fenómenos, nos han enriquecido en datos experimentales. La cromodinámica cuántica, si bien está en proceso de construcción, ha añadido un montón de predicciones que pueden ser comprobadas. Existe un entusiasmo contagioso ante la posibilidad de que las dos líneas de trabajo puedan pronto converger.

Genes asesinos en bacterias de vida libre

En los endosimbiontes kappa de Paramecium aurelia, los genes asesinos se reconocen morfológicamente por la presencia de una estructura singular que también se ha puesto de manifiesto en bacterias libres

Ramón Parés y Jorge Lalucat

Los protozoos constituyen un phylum o subreino de diminutos organismos unicelulares que se extiende desde formas vegetales hasta otras de comportamiento netamente animal. Los hay que viven en colonias. Son cosmopolitas en su distribución geográfica. Encontramos formas parásitas y formas libres. Los protozoos libres que podemos observar fácilmente a partir de infusiones de hojarasca, se encuentran siempre junto a bacterias. Entre ellos, se establece una relación depredador-presa, de tal modo que a mayor abundancia de bacterias mayor número de protozoos. La captura, e ingestión, de bacterias por el protozoo va seguida ordinariamente de su digestión dentro de unas cavidades citoplasmáticas especiales llamadas vacuolas. Sin embargo, algunas de las bacterias que penetran en el protoplasma del protozoo no sólo no se digieren sino que se multiplican y pueden llegar incluso a provocar la lisis del hospedador.

Entre estas dos situaciones extremas, depredación y parasitismo, existe una tercera vía: la posibilidad de una asociación mutualista estable, o endosimbiosis, que suele ser muy específica. Tomamos el término simbiosis en su sentido original y más amplio. Hace referencia exclusivamente a la vida conjunta de dos organismos.

Las bacterias endosimbiontes de protozoos se hallan ampliamente distribuidas. Se han descrito en amebas, flagelados, ciliados y esporozoos. Ninguna de ellas ha podido ser cultivada fuera de la célula huésped, pero su naturaleza bacteriana ha sido generalmente bien establecida. Parece totalmente claro que la bacteria encuentra en el citoplasma del protozoo un medio adecuado para su desarrollo, el cual no ha podido reproducirse en el laboratorio. Es posible que estas bacterias tengan una lesión en su maquinaria bioquímica, bien sea en el

sistema productor de energía o en la biosíntesis de distintos metabolitos, que sea suplida por el protoplasma del protozoo en estado funcional. En algún caso, el protozoo se beneficia porque recibe de la bacteria un determinado factor de crecimiento. Puede haber distintos grados de dependencia entre huésped y endosimbionte, y el estudio de los mismos con relación a un determinado tipo de bacteria puede arrojar alguna luz sobre el origen de la asociación simbiótica a partir de formas libres independientes.

Los cultivos de protozoos requieren de la presencia simultánea de bacterias vivas en desarrollo que constituyen su alimento. Los únicos protozoos que se han podido mantener en cultivo puro exigen un medio mucho más complejo que el que permite su desarrollo en presencia de las bacterias alimento. En una relación de endosimbiosis, el huésped tendría asegurado por lo menos algunos factores imprescindibles para su nutri-

ENDOSIMBIONTE	HOSPEDADOR	PRESENCIA DE LOS CUERPOS REFRINGENTES	EFFECTOS PRELETALES CARACTERISTICOS
CYTOPHAGA CARYOPHILA	P. BIAURELIA	—	
LYTICUM FLAGELATUM	P. TETRA Y OCTAURELIA	—	LISIS RAPIDA
LYTICUM SINUOSUM	P. BIAURELIA	—	LISIS RAPIDA
TECTOBACTER VULGARIS	P. PRIMA, BI, TETRA, HEXA Y OCTAURELIA	—	
CAEDOBACTER TAENIOSPIRALIS	P. TETRAURELIA	+	"JOROBA"
CAEDOBACTER VARICAEDENS	P. BIAURELIA	+	ROTACION INTERMITENTE (SPIN) PARALIZANTE, VACUOLIZANTE
CAEDOBACTER PSEUDOMUTANS	P. TETRAURELIA	+	"SPIN"
CAEDOBACTER PARAONJUGATUS	P. BIAURELIA	+	CONJUGACION
PSEUDOCAEDOBACTER CONJUGATUS	P. PRIMA Y OCTAURELIA	—	CONJUGACION
PSEUDOCAEDOBACTER FALSUS	P. BI Y TETRAURELIA	—	NINGUNO
PSEUDOCAEDOBACTER MINUTUS	P. OCTAURELIA	—	VACUOLIZANTE

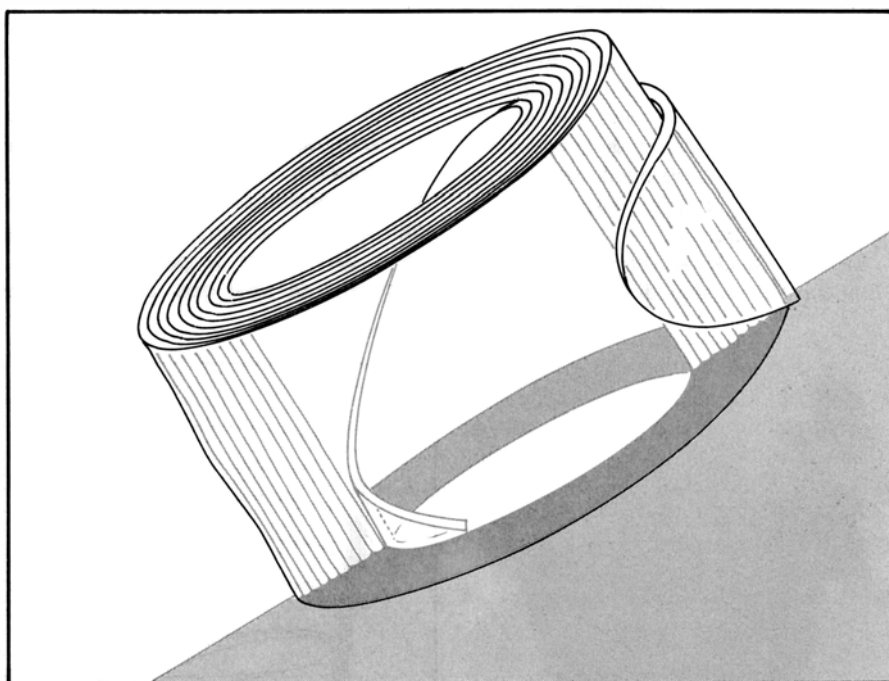
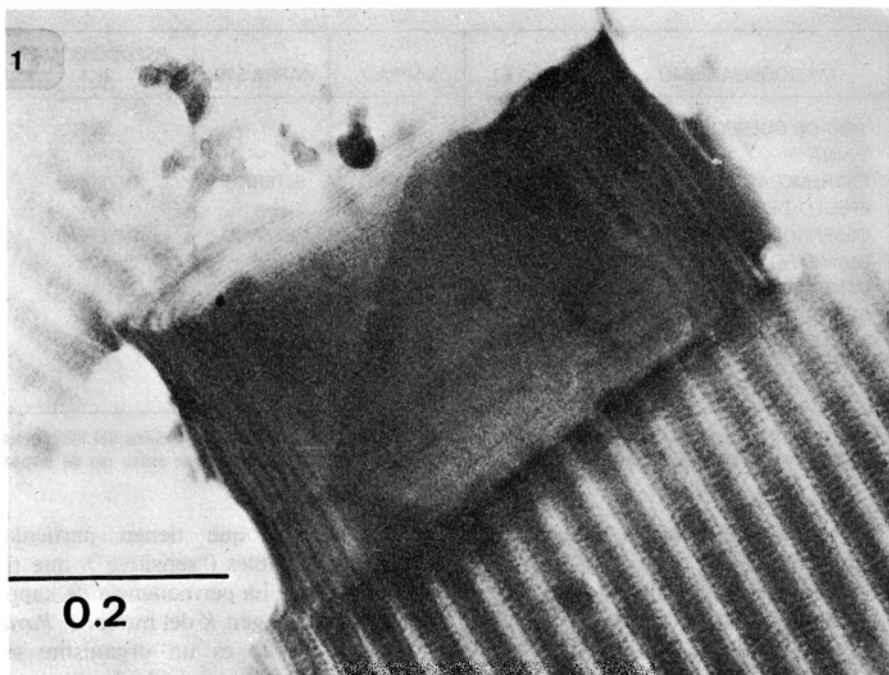
ENDOSIMBIONTES que confieren el carácter asesino al complejo de especies de *Paramecium aurelia*. Las razas que contienen a alguna de estas

bacterias en su propio citoplasma o núcleo celular pueden matar a las razas sensibles. En la tabla se indican las características principales en cada caso.

ción a través de la bacteria que va multiplicándose en su propio citoplasma. Esto podría constituir una ventaja selectiva, facilitando su multiplicación en los medios naturales.

De los protozoos, los ciliados o infusorios fueron los primeros en ser descubiertos. Se caracterizan por la presencia de cilios, persistentes durante todo el ciclo biológico, a excepción de los estados de enquistamiento. Nosotros hemos trabajado con la especie *Paramecium aurelia*, común en las aguas dulces. Los endosimbiontes de *P. aurelia* son probablemente los más estudiados y presentan propiedades realmente fascinantes. Durante mucho tiempo se han considerado como una serie de partículas citoplasmáticas que se transmitirían siguiendo las leyes de la herencia extracromosómica (no nuclear), y que recuerdan en ciertos aspectos a las mitocondrias y a los cloroplastos. La naturaleza bacteriana del endosimbionte se apoya en los siguientes hechos: tamaño y forma típicamente bacterianos, ausencia de mitocondrias y membrana nuclear y, al microscopio electrónico, se ha podido observar una unidad de membrana rodeada de la pared celular. También se sabe que contienen los dos tipos de ácidos nucleicos: el ácido desoxirribonucleico (ADN) y el ácido ribonucleico (ARN). La información genética del ADN reposa en la secuencia de nucleótidos, o más concretamente bases nitrogenadas que lo componen: adenina (A), guanina (G), citosina (C) y timina (T). Cada ácido nucleico particular está caracterizado por una determinada proporción de los cuatro tipos de bases que contiene. En cada ADN la proporción A-T/G-C es constante e igual para todos los organismos de una misma especie. El porcentaje molar de G + C correspondiente al endosimbionte no tiene nada que ver con el porcentaje correspondiente al ADN del paramecio, ni con el del ADN de las mitocondrias de éste.

La afinidad genética entre dos organismos puede estimarse por el grado de homología o semejanza de sus ADN respectivos. Se pueden llevar a cabo experimentos de hibridación in vitro, que permiten cuantificar la extensión de dicha homología. Estos consisten en la separación térmica de las dos cadenas del ADN de un organismo y en el estudio de su reasociación con las cadenas también disociadas del ADN del organismo con el que se compara. Así, el ADN de los endosimbiontes ha mostrado no tener ninguna afinidad con el ADN del protozoo, en tanto que presenta un grado notable de hibridación con el



CUERPO REFRACTIL del endosimbionte kappa de la raza asesina de *Paramecium aurelia* 7. La estructura adyacente pertenece a un tricocisto. (Escala dada en micrómetros en todas las micrografías.)

ADN de una bacteria como *Escherichia coli*, lo que confirma su naturaleza bacteriana.

Se han descrito varios tipos distintos de endosimbiontes de *Paramecium aurelia*. Uno de ellos es el denominado kappa. Se trata de una pequeña bacteria gram-negativa, que no toma el colorante de Gram, al igual que todas las que se han encontrado en el complejo de especies de *P. aurelia*, que puede ser eliminada del paramecio por antibióticos a bajas concentraciones, lo cual no impide que el protozoo siga multiplicándose.

Nuestro conocimiento de la presencia de endosimbiontes puede partir de la observación microscópica de los mismos, pero no siempre ha sido así. En algunos casos puede reconocerse su presencia por la producción de una toxina que mata a otros paramecios. Así, las partículas kappa fueron primeramente inferidas por Sonneborn en 1938 a partir de la observación de este efecto letal. Su confirmación citológica llegó dos años más tarde, realizada por Preer. En este caso, la endosimbiosis determina la aparición de una nueva propiedad del hos-

MICROORGANISMO	KAPPA 51	KAPPA 7	KAPPA 570	PSEUDOMONAS 2K1
TIPO DE CUERPO R	51	7	7	2K1
VAINA	—	+	—	—
EXTREMO AFILADO	LOS DOS	INTERNO	INTERNO	INTERNO
EFFECTO DEL pH	+	—	—	—
DESENLLOAMIENTO	INTERNO	EXTERNO	EXTERNO	INTERNO
DIAMETRO (µm)	0,5	0,5	0,2	0,25
LONGITUD (µm)	10-15	10-15	5	6
ESTRIACION INTERNA	—	—	—	+
PARTICULAS FAGICAS DEFECTUOSAS	HELICOIDAL	ESFERICA	ESFERICA	COLA
ADHESION AL CUERPO R	—	+	+	—

CUERPOS R de paramecios asesinos y de la cepa 2K1 de una bacteria libre oxidadora del hidrógeno. Las diferencias respecto del cuerpo R de *Pseudomonas* 2K1 no son mayores que entre los de kappa.

pedador. Los paramecios con partículas kappa compiten con las estirpes sensibles al efecto tóxico. Esto puede tener una ventaja selectiva para la especie, dado que se encuentran *Paramecia aurelia* con el mismo tipo de kappa en todos los ambientes naturales en que se hallan en cualquier parte de la Tierra. Sin embargo, no se sabe qué ventaja selectiva pueda presentar la aparición continuada de estirpes sensibles y se ha pensado que la regulación de la densidad total de este protozoo pueda ser un mecanismo eficaz para la persistencia global de la especie.

La mayoría de las cepas de *Paramecium aurelia* pueden dividirse en asesi-

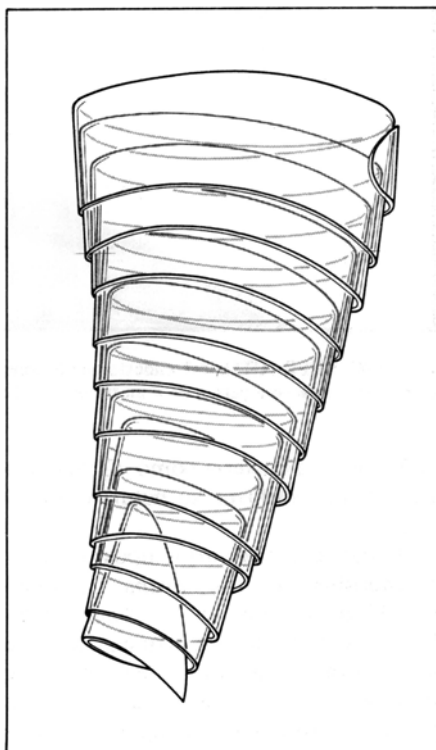
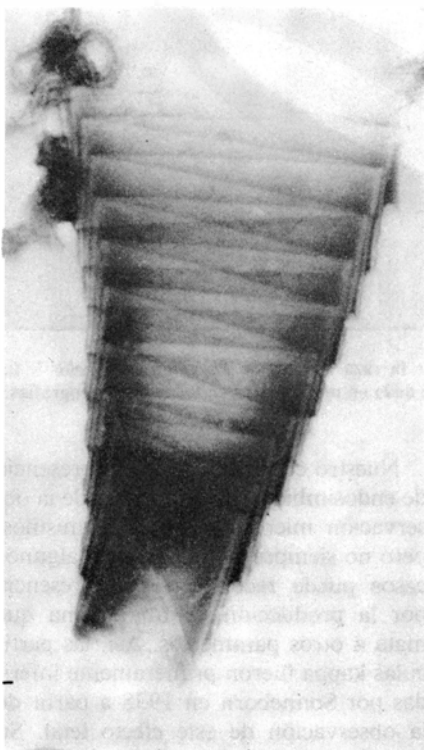
nas ("killer"), que tienen partículas kappa, y sensibles ("sensitive"), que no las presentan. La permanencia de kappa depende de un gen *K* del huésped. *Paramecium aurelia* es un organismo diploide, con un juego doble de cromosomas diferentes. El gen *K* puede mutar y producir el gen *k* recesivo. Consecuentemente pueden presentarse los genotipos con los siguientes pares de genes alelomórficos: *KK*, *Kk* y *kk*. Cuando se cruzan individuos *Kk* entre sí se obtiene una fracción de la descendencia *kk*. En ésta, las partículas kappa no se multiplican, sino que se diluyen hasta desaparecer y dan clones de paramecios sensibles. Hoy se sabe que, además de los

genes *K* y *k*, el hospedador tiene otros que influyen sobre la estabilidad de los endosimbiontes.

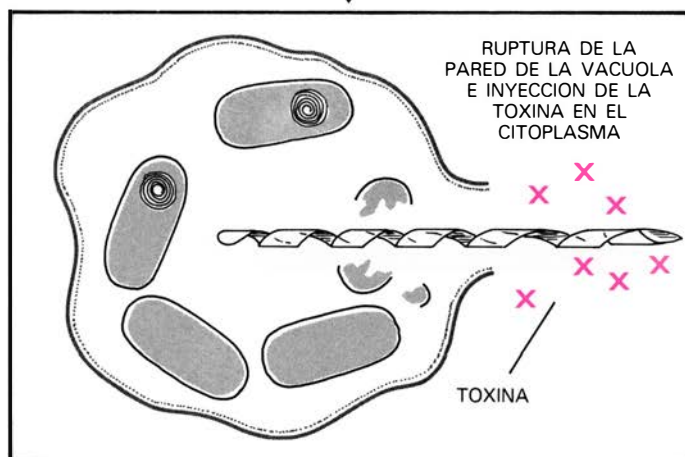
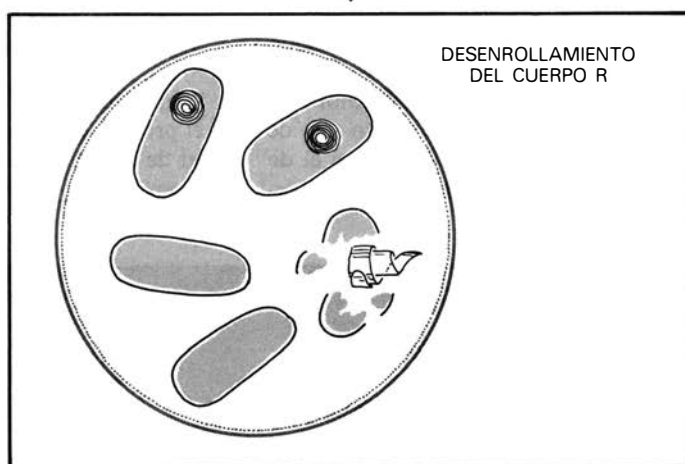
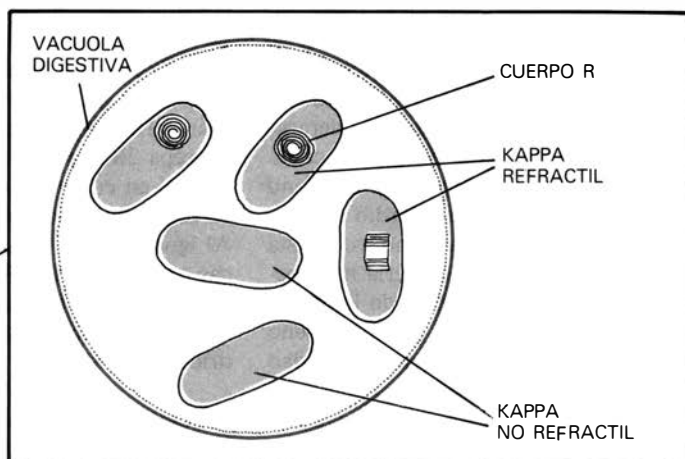
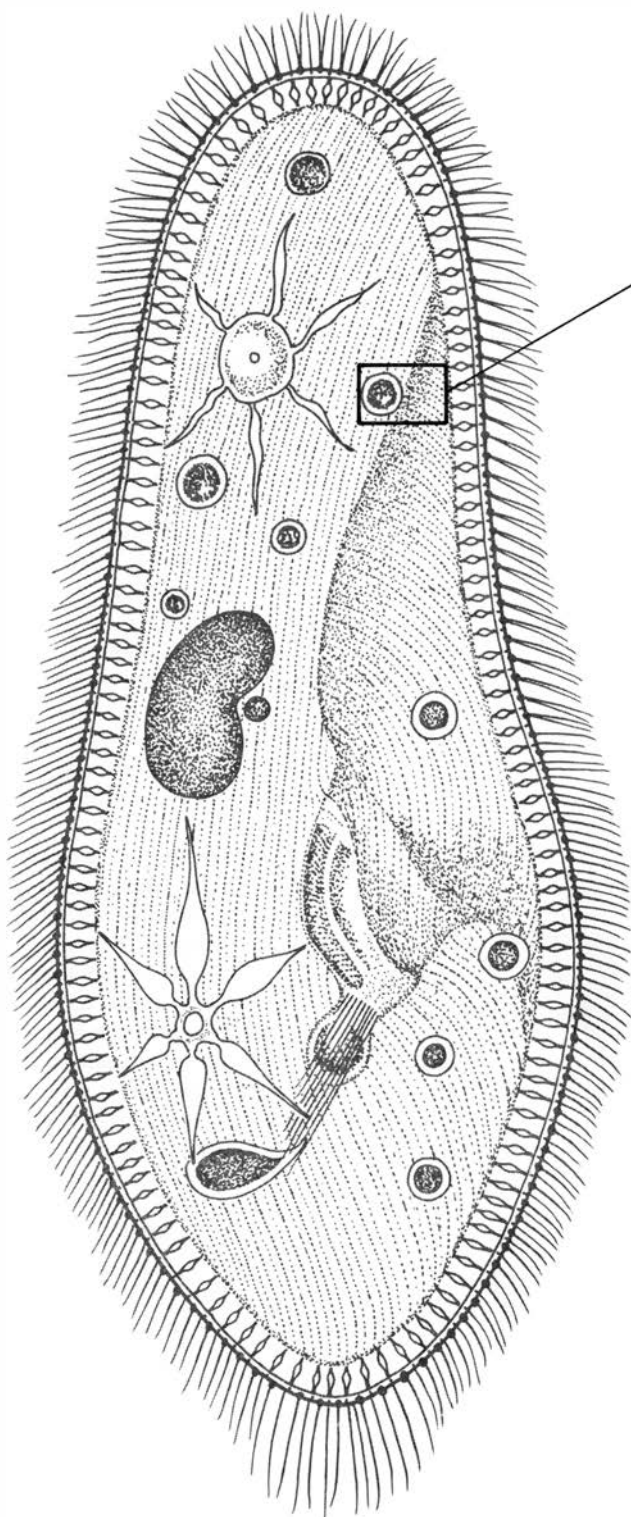
Las cepas asesinas eliminan constantemente partículas kappa al medio. Estas partículas son letales para las cepas sensibles cuando ingresan en su citoplasma en número suficiente. Como se indica en la primera tabla del presente artículo, endosimbiontes diferentes del kappa también pueden conferir el carácter "asesino". El protozoo afectado manifiesta distintos síntomas patológicos que conducen finalmente a la muerte del organismo unicelular por lisis. El rasgo común a dichos síntomas parece ser la alteración de las propiedades de las membranas.

Las partículas kappa se diferencian de todos los demás endosimbiontes de *Paramecium aurelia* porque son los únicos que pueden presentar cuerpos refráctiles en su citoplasma ("R-bodies"). Sólo se registran en una fracción de la población; en ello se basa la clasificación de dos tipos de kappa: con cuerpos R (bright kappa) y sin inclusión (non bright kappa). Está totalmente demostrado que los kappa con cuerpo R son la bacteria tóxica que los paramecios asesinos excretan al medio. Basta una sola de estas partículas para matar a un paramecio sensible. Sin embargo, los kappa con cuerpo R no pueden dividirse y el carácter infeccioso se mantiene exclusivamente a través de las formas no refráctiles. En efecto, estas últimas son las únicas que pueden establecerse en un nuevo *Paramecium* con un genotipo apropiado. Además, todos los endosimbiontes kappa que no poseen el cuerpo refráctil tienen la información genética necesaria para formarlo y siempre dan en su descendencia una fracción de individuos con cuerpo R. Si se diluye el número de kappas hasta uno por paramecio, haciéndolo crecer rápidamente y luego se pasa a unas condiciones de desarrollo de lento crecimiento, los kappa vuelven a su nivel normal y la población de endosimbiontes estará constituida de nuevo por formas con cuerpo refráctil y sin cuerpo refráctil en todos los casos.

Al microscopio electrónico el cuerpo R es una estructura única en la naturaleza, constituida por un rollo de 10 vueltas con un diámetro de 0,5 micrometros [véase la ilustración de la página anterior]. Bajo ciertas condiciones puede conseguirse que la cinta se desenrolle como una serpentina, alcanzando de 10 a 15 micrometros de largo y unos 0,3 micrometros de ancho [véase la ilustración inferior de esta misma página].



CUERPO REFRACTIL del endosimbionte kappa de *Paramecium aurelia* 51 desenrollándose como una serpentina (dibujo de la derecha) en una suspensión de células lisadas mecánicamente. La micrografía superior se realizó en el Servicio de Microscopia adscrito a la Universidad Central de Barcelona.



HIPOTESIS DE PREER acerca de la función del cuerpo R. Al desenrollarse atraviesa la pared de la vacuola digestiva y con ello permite la inyec-

ción de la toxina en el citoplasma del paramecio. Kappa es ingerida por un paramecio sensible y lisada luego en una vacuola digestiva (derecha).

Los cuerpos R son muy estables. Por calentamiento se elimina el efecto tóxico sin modificar su apariencia; ello ha inducido a pensar que dicho efecto se debe a una toxina proteica termolábil asociada a él. Una vez desenrollados, los cuerpos R carecen de actividad tóxica. Al parecer, la función del cuerpo R propiamente dicho residiría en el efecto me-

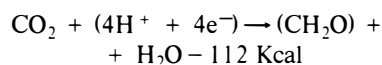
cánico de atravesar la pared de la vacuola digestiva y con ello permitir la inyección de la toxina en el citoplasma [véase la ilustración de derecha, abajo, de esta misma página]. Los distintos cuerpos R pueden diferir de uno a otro caso según la especie bacteriana. Como se señala en la ilustración de la página precedente, pueden tener uno o dos ex-

tremos agudos, desenrollarse por el centro o por la punta externa, enrollarse y desenrollarse por efectos del cambio de pH, poseer vaina y presentar distintas dimensiones.

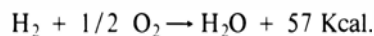
Hace poco más de un año, uno de los autores (Lalucat) y F. Mayer describieron un cuerpo espiralado en una nueva bacteria del gas detonante llamada cepa

2K1. Esta cepa se aisló en nuestro laboratorio de microbiología de la Universidad de Barcelona a lo largo de una serie de estudios sobre bacterias oxidadoras del hidrógeno, emprendidos por nosotros. Tal hallazgo puede considerarse como la recuperación de una bacteria consignada por Grohmann y Ruhland en 1922 y que luego se perdió sin haberse podido aislar de nuevo hasta ahora. Se trata de una bacteria muy peculiar, porque, a diferencia de los otros oxidadores bacterianos de hidrógeno molecular, presenta una gran pluralidad de formas, incluyendo algunas que parecen endosporas. Precisamente fue al tratar de poner de manifiesto cuál sería la estructura de estas supuestas esporas al microscopio electrónico, cuando nos sorprendió la presencia de una inclusión singular a la que dimos la denominación provisional de minirrollo [véase la ilustración de esta misma página]. Ahora sabemos que se trata de un nuevo tipo de cuerpo refráctil ("R-body"), como el de los endosimbiontes kappa de *Parame-*

cium aurelia. Lo importante aquí es que constituye el primer ejemplo de este tipo de estructura en una bacteria de vida libre, con las enormes ventajas que supone para su estudio la posibilidad de manejarla y mantenerla en cultivo puro. La cepa 2K1 presenta una amplia variabilidad en cuanto a su capacidad de desarrollo en condiciones muy distintas. Al igual que las demás bacterias aeróbicas oxidadoras del hidrógeno molecular, puede obtener la energía y el poder reductor necesarios para reducir el anhídrido carbónico



de la combustión del H_2



La oxidación del hidrógeno molecular es el proceso que desprende mayor cantidad de energía de entre todos los que son capaces de desarrollar las bacterias

quimiolitotróficas. El aceptor final de electrones es usualmente el O_2 , pero en algún caso concreto puede llegar a serlo el nitrato.

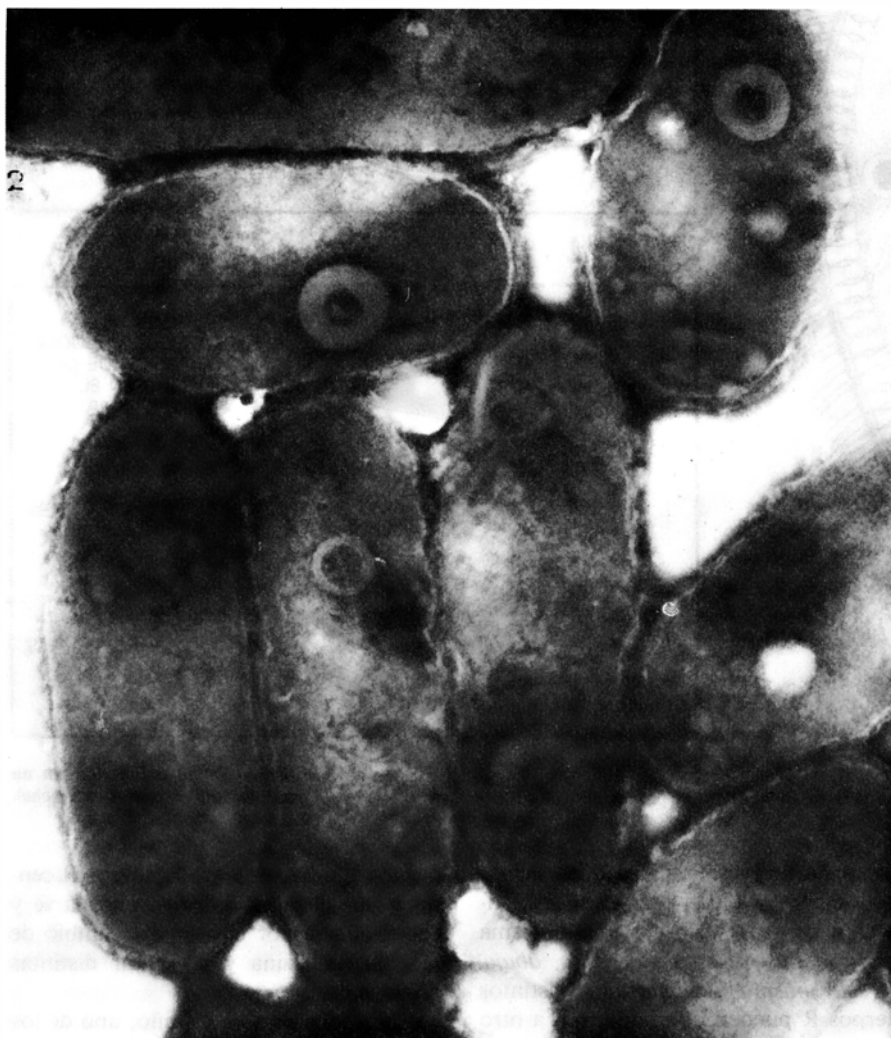
Hay un enzima, llamado hidrogenasa soluble, que moviliza hidrógeno molecular (H_2) para formar reductores aptos para la asimilación del anhídrido carbónico (CO_2) por un camino idéntico al de las plantas verdes. Otra hidrogenasa microparticulada sirve para generar energía a través de una cadena de transporte de electrones que termina con la reducción del oxígeno a agua. Parte de la energía de la segunda reacción anterior pasa a ser disponible para la primera reacción de las dos arriba expuestas, en lugar de la energía radiante que utilizan las plantas verdes.

Por tanto, la cepa 2K1 puede crecer autotróficamente, en un medio rigurosamente mineral en una atmósfera formada por hidrógeno, oxígeno y anhídrido carbónico. Independientemente, es capaz de desarrollarse heterotróficamente, cuando asimila materia orgánica exógena, en un medio orgánico y en atmósfera de aire, utilizando el sustrato orgánico como fuente de carbono y energía.

Es importante señalar que los cuerpos R de la cepa 2K1 se han observado en una parte de los individuos que forman el cultivo puro en cualquier momento del crecimiento y tanto en condiciones autotróficas como heterotróficas. El tipo de nutrición no parece ser determinante de que la población presente cuerpos R o no, pero si resulta interesante que la proporción de células con cuerpo R varíe según cuál sea el tipo de sustrato utilizado y según la fase de crecimiento en que se encuentre el cultivo. La mayor proporción se da en cultivos autotróficos que se hallen en la fase estacionaria.

H. G. Schlegel, F. Mayer y O. Meyer, del Instituto de Microbiología de la Universidad de Göttingen, junto con los autores de este artículo, han descrito recientemente bastantes características de los cuerpos refráctiles de la cepa 2K1, que está, sin la menor duda, taxonómicamente relacionada con *Pseudomonas pseudoflava*, otra bacteria del hidrógeno con peculiaridades fisiológicas prácticamente idénticas. No obstante, no pueden pertenecer a la misma especie por contener un ADN con diferente porcentaje de bases y porque la hibridación de los ADN presenta una homología relativamente baja.

La fracción de células con cuerpo R, determinada por sombreado metálico y observación al microscopio electrónico, oscila entre 1 y 43 por ciento [véase la

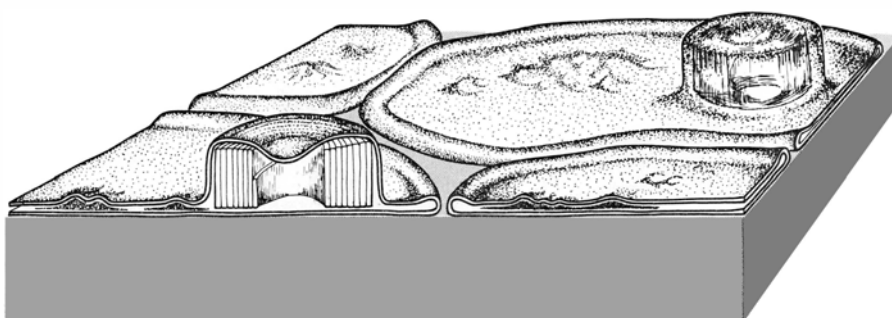
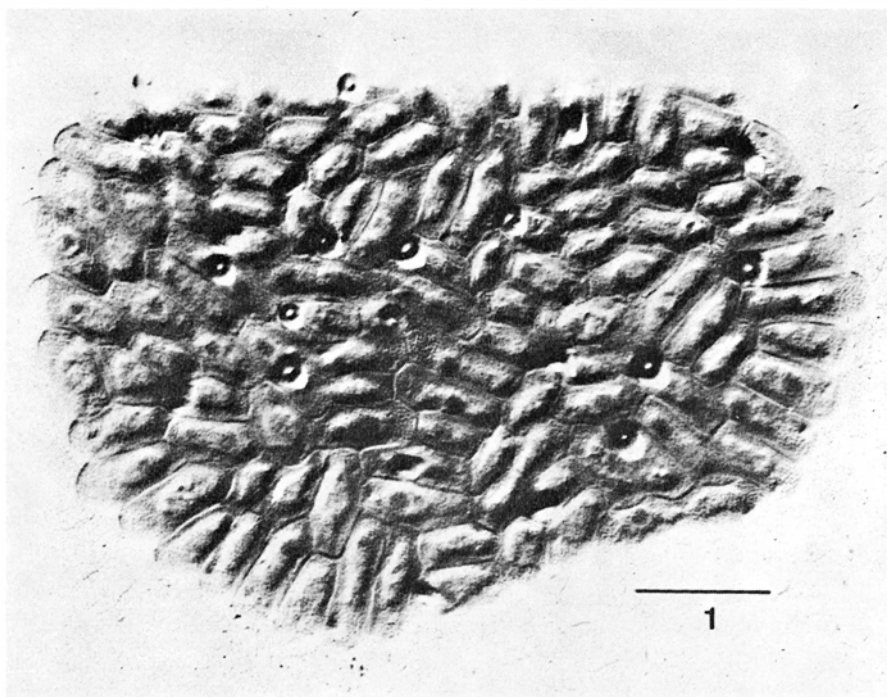


MINIRROLLO OBSERVADO AL MICROSCOPIO ELECTRONICO en tinción negativa en células de una nueva bacteria del gas detonante. Puede haber uno, dos y hasta tres cuerpos R por célula.

ilustración de esta misma página]. Aunque normalmente hay un solo cuerpo R por célula, su número es variable y puede llegar hasta 3. El cuerpo R de la cepa 2K1 es una cinta intracitoplasmática enrollada en espiral, con un diámetro promedio de 0.25 micrometros. El número de vueltas oscila entre 3 y 13. Cada vuelta tiene 0.011 micrometros de grosor y una altura de 0.21 micrometros. La sección puede presentar un aspecto escalonado porque la cinta tiene una anchura que disminuye hacia el extremo interior. Cuando la cinta está enrollada presenta una estriación por su parte interna [véase la ilustración superior de la página siguiente]. Los cortes finos demuestran que cada vuelta está formada de dos capas y que la mayoría de cuerpos R contienen un material fibroso de relleno que frecuentemente está en contacto con el ADN de la célula. Los cuerpos R de la cepa 2K1 pueden desenrollarse partiendo de su punta interna, tomando la forma de una serpiente retorcida [véase la ilustración superior de la página siguiente]. La longitud promedio es de 6 micrometros, con un extremo agudo y el otro romo. La estriación interna desaparece al extenderse y no se ha podido resolver en ninguna subunidad.

Se han podido obtener preparaciones purificadas de corpúsculos refráctiles de la cepa bacteriana 2K1. El lisado de esta bacteria, preparado con dodecilsulfato sódico, se somete a un tratamiento suave con ultrasonidos. Luego, se hace un fraccionamiento por centrifugación en gradiente de densidad de sacarosa. En este proceso se desenrollan por lo menos el 60 por ciento de los cuerpos R, probablemente debido a la alta presión osmótica. El análisis químico ulterior ha demostrado que por lo menos un 88 por ciento del peso seco es de naturaleza proteica. El cuerpo R es una estructura extraordinariamente singular desde el punto de vista de la citología comparada. Por lo tanto, es muy posible que donde aparezca tenga un mismo tipo de función, así como que en todos los casos pueda atribuirse a un origen común. Así, de un lado, tiene un efecto letal para la propia bacteria, y posiblemente con propiedades tóxicas para organismos que ingieren alimentos microparticulados. Por otra parte, tanto en la cepa 2K1 como en kappa se han encontrado pruebas que apoyan un origen vírico de los cuerpos refráctiles.

En los endosimbiontes kappa con cuerpos R se han podido observar partículas fágicas incompletas, como cabezas sueltas en unos casos helicoidales



ACUMULO DE CELULAS bacterianas de la cepa 2K1 después de sombreado metálico, observado al microscopio electrónico para determinar la fracción de células con cuerpo R. El aplastamiento de las células producido durante el tratamiento del sombreado metálico destaca como una prominencia tubuliforme a los cuerpos R, por estar constituidos de un material más rígido que el resto del protoplasma.

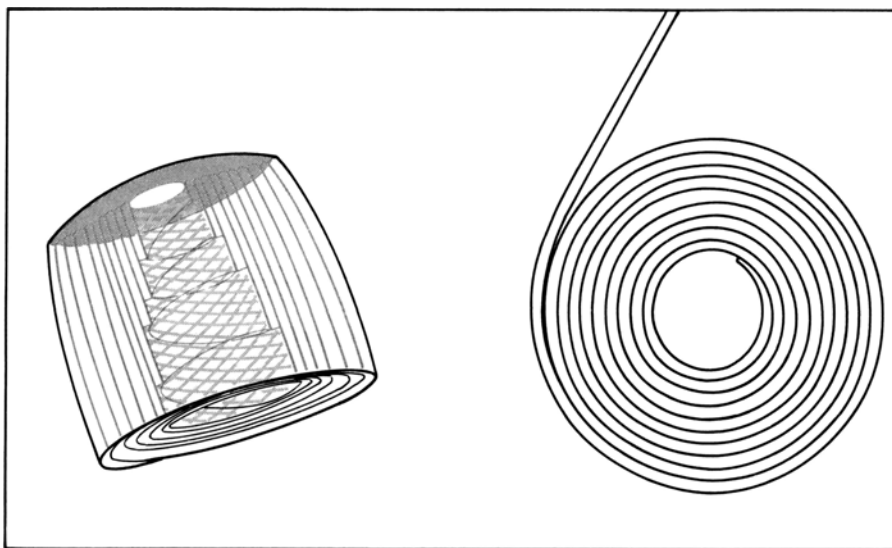
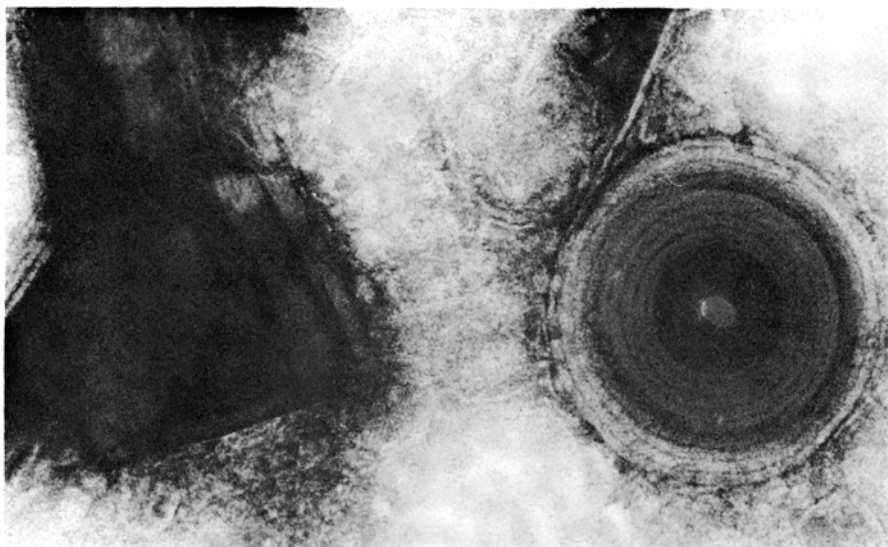
y en otros icosaédricas. Los kappa sin cuerpo R no presentan este tipo de partículas o muy raramente. Los bacteriófagos, o simplemente fagos, son los virus de las bacterias, esto es, con capacidad específica de penetrar y multiplicarse en ellas. Existen diversos tipos, y los más conocidos tienen una morfología compleja en la que cabe distinguir dos partes: cabeza y cola.

Se sabe que muchas bacterias reproducen el genoma de un bacteriófago conjuntamente con la multiplicación de su propio ADN. Estos virus se hallan en estado de profago. La bacteria que los lleva se denomina lisógena. La lisogenia se detecta porque, en algún momento, el profago pasa al estado de fago vegetativo o virulento que se multiplica y libera al medio. Un cultivo derivado de una sola célula lisógena contiene siempre algunos fagos, como consecuencia de que cuando se alcanza suficiente número de individuos la capacidad poten-

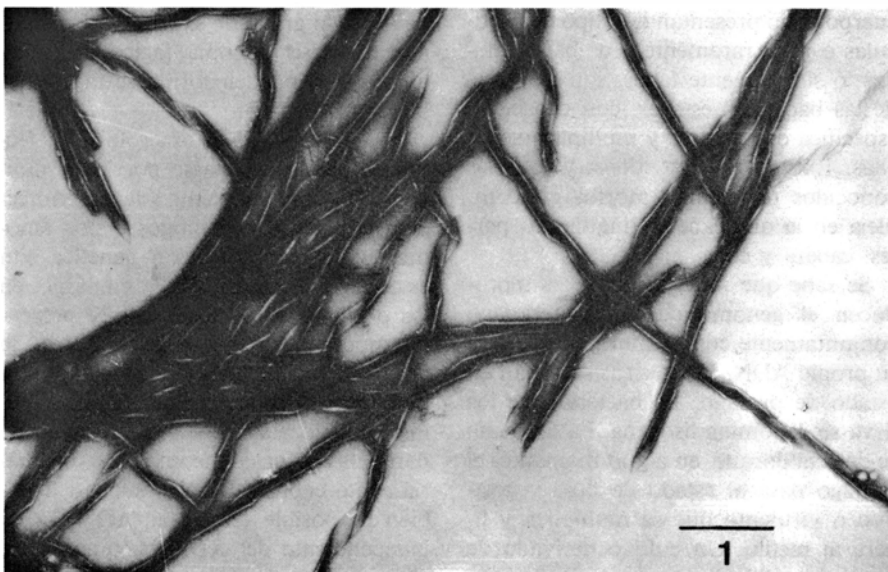
cial de producir bacteriófagos siempre tiene cierto grado de expresión. En algunos casos, el genoma fágico es defectuoso y no pueden formarse fagos viables.

La presencia de estos profagos defectuosos puede detectarse por la inmunidad que confieren frente a la superinfección con fagos homólogos o por fenómenos de recombinación genética con estos fagos homólogos. Sin embargo, en los profagos defectuosos que se presentan espontáneamente en la naturaleza, la detección de la lisogenia defectuosa se lleva a cabo poniendo de manifiesto al microscopio electrónico la presencia de partículas fágicas incompletas, ordinariamente cabezas o colas sueltas. También es posible encontrar ADN fágico independiente del ADN bacteriano, así como detectar la síntesis de proteínas relacionadas con las de virus homólogos.

Disponemos de pruebas experimentales que sugieren que los endosimbiontes



CUERPO REFRACTIL DE LA CEPA bacteriana 2K1 vista en sección óptica longitudinal y transversal, al microscopio electrónico después de tinción negativa, lisado con detergente y ultrasonidos.



CUERPOS REFRACTILES DE LA CEPA 2K1 desenrollados como cintas de unos seis micrometros de longitud, más o menos retorcidas, que presentan un extremo agudo y el otro romo, de una preparación purificada observada al microscopio electrónico en tinción negativa, con ácido fosfotúngstico.

kappa constituyen un sistema lisógeno defectuoso. Por inducción espontánea producirían el cuerpo R además de elementos incompletos del bacteriófago. Esto constituiría una síntesis letal, puesto que las partículas kappa con cuerpos R no se multiplican.

Con la radiación ultravioleta o por efecto de ciertos agentes químicos se consigue incrementar sustancialmente el paso de profago a fago vegetativo. Así, por irradiación de los endosimbiontes kappa se ha conseguido inducir la formación de cuerpos R. Otras pruebas en favor de que el cuerpo R es la expresión de un genoma vírico son las siguientes: su distribución por el citoplasma está restringida generalmente al conducto central del cuerpo R o a sus proximidades; cuando éste se desenrolla, los fagos incompletos quedan frecuentemente adheridos al mismo; el antisuero preparado contra los fagos defectuosos es capaz de aglutinar a los cuerpos R; y, finalmente, los distintos cuerpos R presentan reacciones inmunológicas cruzadas. (El antisuero obtenido por inoculación de cuerpos R en un animal reacciona con los otros tipos de cuerpos R.) Aparte de lo que acabamos de señalar, en los kappa inducidos por radiación ultravioleta se ha podido detectar la presencia de un ADN extracromosómico de distinta composición y estructura que el ADN bacteriano.

El efecto tóxico de los kappa con cuerpos R no puede deberse exclusivamente a la presencia de esta estructura. Sabemos que los cuerpos R desenrollados carecen de actividad tóxica y que la toxina es sensible al calor, en tanto que el cuerpo R es muy estable. Por tanto, la toxina podría ser una proteína componente del propio fago defectuoso de un modo parecido a lo que ocurre con algunas colicinas.

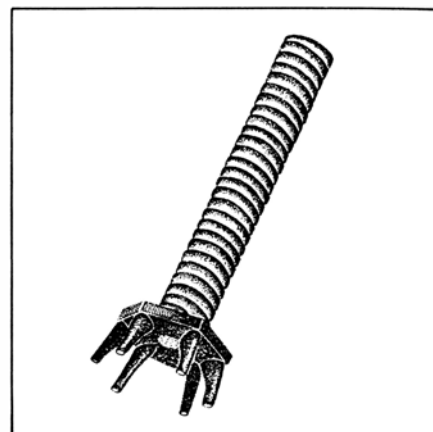
(Las colicinas son proteínas excretadas al medio por algunas cepas de *E. coli*, extraordinariamente tóxicas para otras cepas sensibles de la misma especie bacteriana. La producción de colicinas se ha relacionado con la existencia de un sistema fágico defectuoso.)

Todos los paramecios asesinos ("killer") son resistentes a su propia toxina y la mayoría de las razas asesinas no presentan resistencia cruzada. Esto es, si se enfrentan dos killer distintos, uno mata al otro, muriendo ambos. La resistencia parece inducida por la presencia de los propios endosimbiontes kappa. Si por cualquier circunstancia disminuye el número de kappas por célula, el paramecio se hace sensible. Sin

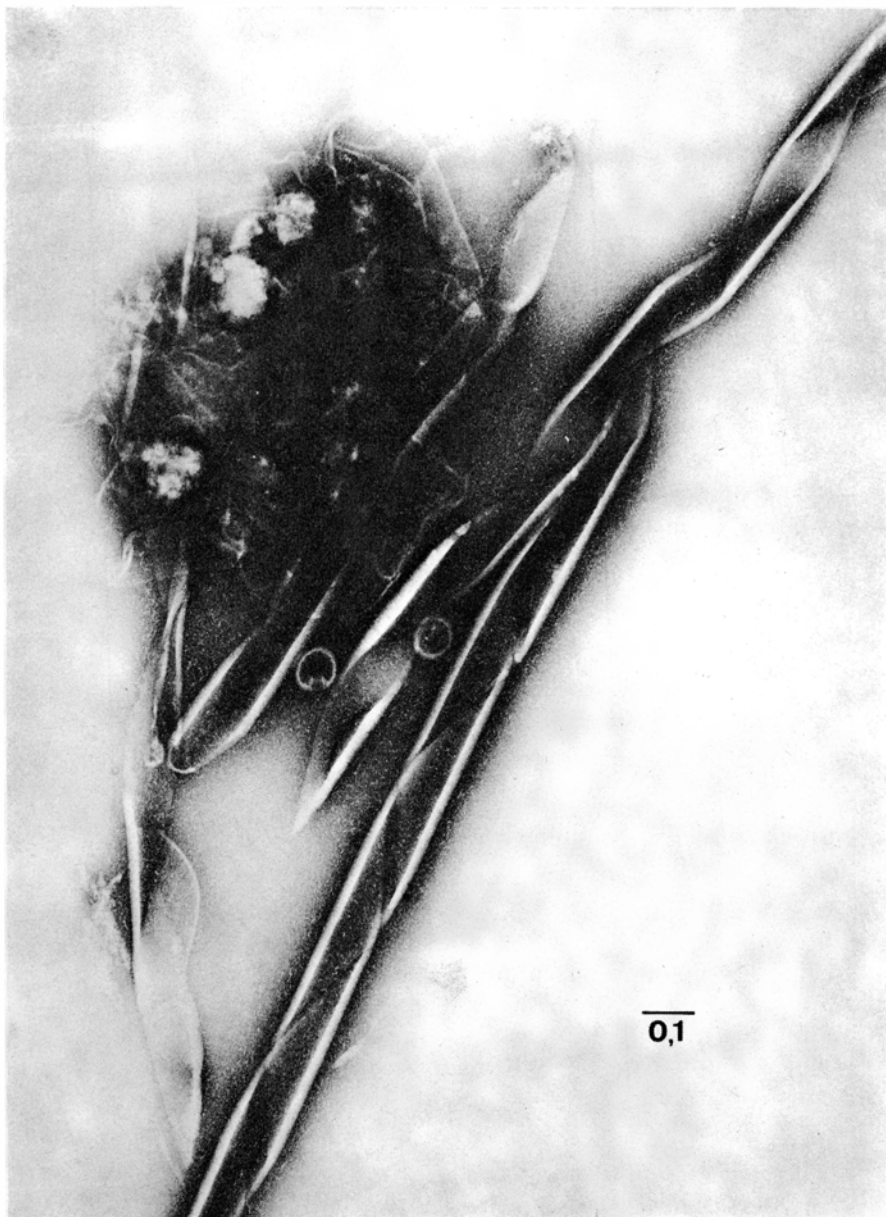
embargo, se han encontrado razas de paramecios no killer resistentes. Todo ello parece demostrar que la resistencia depende de la presencia de determinados genes del profago que interactúan con otros del paramecio.

La mitomicina C es una de las sustancias que, introducida en la fase logarítmica de un cultivo de una bacteria lisógena, puede inducir una gran producción de bacteriófagos. En el caso de una lisogenia defectuosa, como efecto de la mitomicina C se producen gran número de elementos fágicos incompletos ("phage like particles"). El tratamiento con mitomicina C de la cepa 2K1 ha permitido inducir la formación de colas de bacteriófago a la vez que un número mayor de cuerpos R [véase la ilustración superior de esta página], dentro de los cuales se encuentran algunos total o parcialmente desenrollados. Estas colas de fago sólo se han observado en células inducidas con mitomicina C; ahora bien, en suspensiones de cuerpos R procedentes de células lisadas sin tratamiento se han observado vesículas semejantes a cabezas de fago [véase la ilustración inferior de esta misma página]. Las dimensiones y estructura fina de las colas de fago encontradas en la cepa 2K1 son parecidas a la piocina R de *Pseudomonas aeruginosa*.

Los datos anteriores ponen de manifiesto que los cuerpos R del endosimbionte kappa y de la cepa 2K1 no sólo tienen una semejanza estructural sino también un origen común. La relación entre ambas estructuras se ha puesto todavía más de manifiesto a través de las observaciones recientes de Lalucat sobre la toxicidad de la cepa 2K1 para cepas sensibles de *Paramecium aurelia*. Los efectos tóxicos de la cepa 2K1 se expresan al sustituir con ella a la bacteria usada habitualmente como alimento en los cultivos de razas sensibles de paramecios. Al parecer, la formación del cuerpo refráctil está determinada en ambos casos por un bacteriófago de origen común o de evolución convergente, en cuyos genomas se hallarían igualmente los genes killer. En realidad, el fenómeno de los paramecios asesinos con endosimbiontes kappa comprende un singular mecanismo que implica la expresión de estos genes viricos que se multiplican con el ADN de una bacteria, estabilizada genéticamente como endosimbionte en un protozoo. Por tanto, se trata del resultado de una particular conjunción de la biología de tres tipos de organismos: un virus, una bacteria y un protozoo.



COLA DE BACTERIOFAGO COMO PARTICULA INCOMPLETA formada en la cepa bacteriana 2K1 como consecuencia del tratamiento con mitomicina C. Las micrografías superior e inferior de esta página se han realizado en el Instituto de Microbiología adscrito a la Universidad de Göttingen.



VESICULAS QUE PUEDEN SER CABEZAS de fago malformadas que se observan en una suspensión de cuerpos R de células lisadas de la cepa bacteriana 2K1. Cada vuelta puede cubrir a la vuelta siguiente, y el cuerpo refráctil R desenrollado adquiere entonces el aspecto de un tubo con un extremo agudo y biselado.

Ciencia y sociedad

Aspectos sociales de las olimpiadas

A tenor de los cálculos que hizo en su tiempo (hacia 400 a.C.) el sofista Hippias de Elis, las Olimpiadas griegas dieron comienzo en el año 776 a.C.; la fecha de su cancelación es más dudosa, pero la del año 393 d.C., que se suele aceptar como buena, permite aseverar que se celebraron 287 veces, durante 1169 años. De semejante número sólo hubo 4 que los eleos, como máximos responsables de la organización de los juegos, daban por no celebradas o negaban su validez alegando que los resultados habían sido manipulados. Aun así, las cifras producen un efecto de seriedad y de regularidad tanto más respetables cuanto que si las comparamos con las de las tres interrupciones (1916, 1940 y 1944) que llevamos, amén de la cuarta que tal vez se avecina, en las Olimpiadas de los tiempos modernos, resulta que los antiguos organizadores lograban resultados mucho más lisonjeros que los actuales.

Como no podía por menos de ser, a lo largo de una historia tan dilatada se produjeron algunos cambios; pero con todo, lo que pudiéramos llamar el ideal olímpico, el ideal que P. de Coubertin intentó restaurar hace un siglo, se mantuvo incólume en sus líneas generales. Por tanto, en vez de entrar en ese asunto, señalemos algunas peculiaridades distintivas.

A diferencia de lo que hoy ocurre, la participación en las Olimpiadas estaba reservada a los griegos nacidos libres y no manchados por un crimen de sangre o por un sacrilegio. En lo primero cabría advertir un asomo de racismo, pero no nos precipitemos. Tengamos presente que una victoria olímpica no reportaba en principio ganancia alguna de orden material; el único premio que el vencedor de cada prueba recibía era una corona hecha de una rama de olivo silvestre que se hallaba a espaldas del templo de Zeus. Semejante premio difícilmente podía atraer a un extranjero, aun en el caso de que éste tuviese acceso a la competición. Así los romanos, que estaban en condiciones de imponer su presencia, nunca mostraron interés por concurrir a las Olimpiadas. El concepto griego de la victoria por sí misma, sin otro fin ni beneficio de orden material, no entraba en su mentalidad pragmática. Y sin embargo, como les decía Dión Crisóstomo, "esa corona de olivo es para muchos

más preciosa que la vida". No había en efecto, para el griego, mayor timbre de gloria, de gloria para el individuo y de gloria para la *polis* que lo contaba entre sus ciudadanos. Tanto como a los romanos, el concepto deportivo, agonístico, que de la vida tenían los griegos, les sorprendía a los egipcios: "Vosotros los griegos sois siempre niños", le decía uno de ellos a Solón. Y dejaba asombrados, desconcertados y temerosos a los persas, según lo revela la anécdota de Tigranes referida por Heródoto (VIII, 26). Mientras el ejército persa iniciaba la marcha contra Grecia, los griegos celebraban las Olimpiadas. Enterado de ello Tigranes y de que el premio era una simple corona de olivo, exclamó ante su general en jefe: "¡Ay Mardonio! ¡Contra qué hombres nos has traído a luchar, que no compiten por dinero sino por la gloria de ser los mejores!".

¿Había entre los participantes una conciencia de clase? Lo que nosotros entendemos por esta expresión no podía haberlo desde el momento en que la única condición para participar era la de haber nacido libre. Desde luego, para intervenir en una carrera de carros hacía falta estar en posesión de un buen carro y de unos magníficos caballos. De un buen carro o de varios, como Alcibiades, y de aurigas, mozos de cuadra, etcétera. Estas bases imponían desde luego pertenecer a un grupo pudiente, y a la vista están los resultados: los vencedores eran siempre gente de alcurnia, muchos de ellos tiranos de Sicilia, como Polyzilos de Gela, de quien la estatua del Auriga de Delfos recuerda la victoria en los Juegos Píticos del 474 a.C. Pero aparte de esto, más que diferencias de clase económica podían mostrarse distinciones de clase cultural. El atleta olímpico normal era un *kalokághathos*, el hombre bien educado que daba el tono a la sociedad de la *polis*, no por su posición económica, sino porque amén de ser de condición libre, se sentía unido con sus iguales por la lengua, por la religión, por las costumbres, por la educación y por la tradición que les hacía exponentes del grupo étnico al que pertenecían y del que éste se sentía orgulloso. Siendo así, el más alto honor para este hombre era la gloria del triunfo ante sus iguales de la propia *polis* y de las demás en el escenario olímpico, ante los ojos de toda la Hélade. Lo que el oriental sólo podía alcanzar por generosa merced del señor que detentaba el monopolio de los honores, lo alcanzaba el griego en el libre

juego de la competición con sus iguales, sin debérselo a nadie más que a su propio tesón y a su propio esfuerzo.

La estima del atleta por parte de la sociedad debe de ser tan antigua como las Olimpiadas mismas y encuentra ya fidelísimo reflejo en el canto VIII de la "Odisea". Allí Ulises, abrumado de pesares y nostalgia, rehúsa participar en los juegos que los feacios están celebrando en homenaje a él. Con ello se expone a ser tomado por lo que no es: un capitán de barco mercante a quien mueve sólo el afán de lucro, en vez de por un *sportsman* (la palabra que emplea Homero es *athleter*, atleta, pero que en griego tiene connotaciones que luego diremos). Y en efecto, Eurialo, uno de esos insolentes que no faltan ni en las más cortes sociedades, le hace saber lo que está pensando. Herido en su amor propio, Ulises realiza un lanzamiento de disco que deja atónita a la concurrencia y batidas todas las marcas de los hasta entonces participantes. Entiéndase que nos referimos a las marcas allí señaladas, no a lo que hoy se llama "record". Los records que se miden con el metro o el cronómetro no existían en el deporte antiguo. La esencia de las pruebas consistía en superar a los competidores presentes, no a los pasados.

Cuando antes hemos traducido atleta por *sportsman* queríamos dar a entender que además de sus facultades físicas, el atleta de época clásica poseía una cierta ética de la que hoy carecen muchos campeones dentro y fuera del atletismo profesional. La regla de oro de aquella ética era la del *fair-play*, del juego limpio, del respeto y la estima del adversario, la que diferencia la lucha de la guerra. Por eso los combates de gladiadores no fueron nunca del gusto de los griegos. Ese sentimiento de la competitividad honorable estaba tan arraigado, que llegó a ponerse de manifiesto en algunas guerras, como la Peloponésica, en la que ambos bandos se comprometieron a disminuir sus diferencias con la espada, sin hacer uso de armas arrojadizas.

Paulatinamente, sin embargo, el atletismo profesional se fue imponiendo sobre el *amateur*. Con ello el espíritu de las Olimpiadas cambió por completo. Comunidades de pocos recursos económicos, como Esparta, no volvieron a ganar una prueba. De nada valían lamentaciones como esta de Dión Crisóstomo, escrita hacia el año 100 d.C. cuando un español, Trajano, empuñaba el cetro del mundo: "Aquí Pélops no persigue a Enomao ni a Mirtilo: aquí no se lucha por un reino ni por una mujer; ni está la vida en juego, sino que es una lucha entre autómatas a los que sólo importa el vil metal".

Si las Olimpiadas eran el exponente más claro del espíritu agonial de los griegos, no eran el único. Del mismo modo competían entre sí los músicos (citaredos, flautistas), los dramaturgos, los oradores, los sofistas; incluso alguna vez que otra los escultores. Por lo menos a un certamen de este tipo se atribuyen cuatro amazonas de las que han llegado a nosotros copias romanas, y era fama, probablemente bien fundada, de que en el certamen habían competido artistas de la categoría de un Fidias, un Policleto y un Crésilas. (Antonio Blanco Freijeiro.)

Tartaglia y Fibonacci

Por segunda vez consecutiva, César González Griñán, joven matemático barcelonés, ha sido galardonado con el segundo premio Holanda a la investigación. En esta ocasión por haber hallado una nueva fórmula no recurrente para la sucesión de Fibonacci que está basada en el triángulo de Tartaglia.

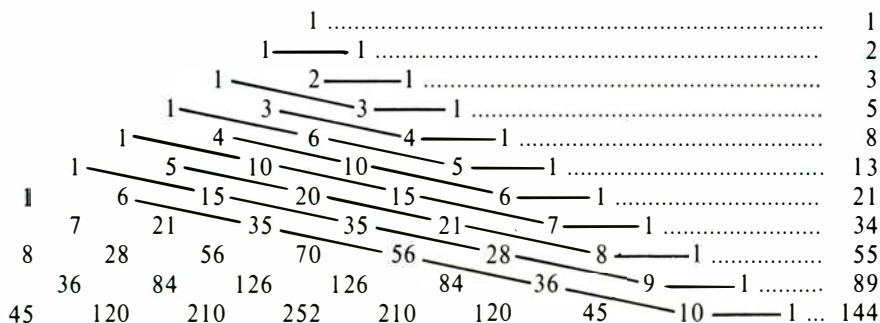
Fibonacci fue un matemático italiano que nació en Pisa hacia 1170 y murió a mediados de la centuria siguiente. Leonardo de Pisa, como también se le conoce, estudió cálculo con un maestro árabe durante la estancia diplomática de su padre en el norte de África. Su primera obra, y la más conocida por otro lado, fue *Liber abaci* (*El libro del ábaco*), escrito en 1202 y posteriormente modificado. Sirvió para generalizar en Europa el sistema numérico de los árabes, en sustitución del romano. Gozó de cierto predicamento su investigación sobre geometría práctica y las ecuaciones cuadráticas.

La sucesión de Fibonacci es una sucesión de enteros positivos dada por la ley de recurrencia (que recurre a los términos anteriores para formar el siguiente)

$$F_0 = 1 \text{ y } F_1 = 2 \text{ con}$$

$$F_n = F_{n-1} + F_{n-2} \text{ para } n \geq 2.$$

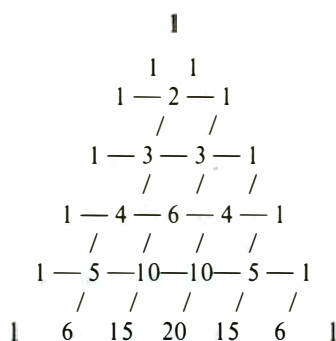
Se trata, pues, de aquella secuencia de



Relación entre el triángulo de Tartaglia y la sucesión de Fibonacci

números cada uno de los cuales, tras el segundo, es la suma de los dos números anteriores: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13,... La sucesión de Fibonacci se muestra especialmente útil en la investigación de un extremo (mínimo o máximo) de una función explícita de una variable si se sabe que pertenece a un intervalo dado.

Niccolò Fontana nació en Brescia en las postrimerías del siglo XV o a primeros del XVI. Murió en Venecia en 1557, ciudad donde venia enseñando matemática desde 1530, con alguna corta ausencia. *Tartaglia* es el apodo que recibió al haber quedado disminuido en el habla por una herida sufrida en la cabeza. Estudió gran número de determinaciones de peso específico, perfeccionó la balística y compartió con Ferro la primacía en el descubrimiento de la resolución de las ecuaciones de tercer grado, si bien su fama le advino, sobre todo, por el triángulo de números que lleva su nombre, y cuyo desarrollo es



Se trata, pues, de una disposición triangular de números enteros que, en línea horizontal da ordenadamente los coeficientes de la potencia n -ésima del binomio $(a + b)$. Establecidas las dos primeras líneas, se obtienen las siguientes colocando la unidad como primer y último elemento y, como elementos intermedios, los números resultantes de la suma de los dos elementos contenidos en la línea anterior. Las sumas de sus números, línea a línea, nos dan las potencias de dos: $2^0 = 1$, $2^1 = 2$, $2^2 = 4$, $2^3 = 8$, etcétera.

La novedad del descubrimiento de González Griñán reside en la relación

observada entre el triángulo de Tartaglia y la sucesión de Fibonacci, de acuerdo con la cual llega a una nueva fórmula no recurrente para la sucesión de Leonardo de Pisa. Modificando la lectura del triángulo de Tartaglia, según se indica arriba, obtiene la sucesión de Fibonacci.

Y sigue. Si aprovechamos ahora la expresión del triángulo por coeficientes binomiales

$$\begin{array}{ccccccc}
 & & \binom{0}{0} & & & & \\
 & \binom{1}{0} & & \binom{1}{1} & & & \\
 & \binom{2}{0} & & \binom{2}{1} & & \binom{2}{2} & \\
 \binom{3}{0} & & \binom{3}{1} & & \binom{3}{2} & & \binom{3}{3}
 \end{array}$$

donde $\binom{m}{n} = \frac{m!}{(m-n)! n!}$ siendo

$$k! = k \cdot (k-1) \cdot (k-2) \cdot \dots \cdot 3 \cdot 2 \cdot 1$$
$$0! = 1$$

podemos desarrollar una fórmula compacta en base a un sumatorio Σ (expresión matemática que indica la suma sucesiva de sus factores expresados; ejemplo:

$$\sum_{i=1}^n i^2 = 1^2 + 2^2 + 3^2 + \dots + n^2)$$

que dé como resultado una nueva fórmula no recurrente para la sucesión de Fibonacci y obtenemos:

$$a_n = 1 + \sum_{i=1}^{n/2} \left\langle \frac{n}{2} + i \right\rangle \text{ si } n = 2 \text{ (n par)}$$

$$a_n = 1 + \sum_{i=0}^{n-1/2} \binom{n+i}{2i} i \text{ se } n \neq 2 \text{ (} n \text{ impar).}$$

Sustituyendo n por los valores naturales 0, 1, 2, 3,... se obtienen exactamente 1, 2, 3, 5, 8, 13,...

Queda así superada la única fórmula que hasta el momento se ha descubierto para dicha sucesión, aplicando un mé-

todo general de conversión de algunos tipos de sucesiones recurrentes en no recurrentes

$$A_n = \frac{1}{\sqrt{5}} \left[\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2} \right)^{n+2} - \left(\frac{1-\sqrt{5}}{2} \right)^{n+2} \right]$$

cuyo cálculo siempre resulta inexacto.

César González recuerda que demostró la fórmula el 29 de febrero del presente año basándose en la propiedad fundamental de los números combinatorios

$$\binom{m}{k+1} + \binom{m}{k} = \binom{m+1}{k+1}$$

y en un proceso ingenioso de compensación, que dejamos como ejercicio para buenos matemáticos entrados en materia.

Electromiografía y conducta mental

La técnica de la electromiografía (EMG), como simple registro de la actividad eléctrica de los músculos, fue utilizada por Frank J. McGuigan, Víctor I. Culver y Tracy S. Kendler en 1971, para medir ciertos sucesos ocultos que teóricamente se supone que ocurren entre un estímulo externo a un organismo y la respuesta observable al mismo dada por aquél. Estos sucesos ocultos debemos considerarlos como descargas neuronales, producidas en el córtex cerebral, capaces de conectar el estímulo con la conducta. Consideramos la actividad eléctrica como el cambio del potencial eléctrico de un músculo y éste como un indicador de que se ha producido la descarga neuronal. Postulamos, además, que las descargas neuronales son la manifestación de la actividad mental de los sujetos humanos (pensamiento).

En una serie de experimentos utilizando registros que miden la resistencia eléctrica de la piel (RPG) y electroencefalogramas (EEG), además de EMG, se ha podido establecer que los registros poligráficos no proporcionan diferencias significativas, cuando los sujetos están realizando un mismo tipo de conducta mental, por ejemplo: operaciones aritméticas. Por tanto, si se manifiestan diferencias en las amplitudes de registro en microvolt, una interpretación adecuada será considerar que refieren a distintas conductas mentales.

Desde Franciscus C. Donders hasta nuestros días la psicología sensorial ha brindado a la psicología cognoscitiva un único medio de registro: el tiempo de reacción. Son dos las cuestiones que explican esta limitación. Por una parte el nivel de desarrollo técnico-instrumental

basado fundamentalmente en el cronoscopio y el taquiscopio. Por otra parte, la concepción elemental de que si podía hablarse de conducta mental era porque ésta se daba en un tiempo real.

La psicología cognoscitiva, basada estrictamente en el modelo de procesamiento de información, no se ha visto libre de numerosas críticas por parte de los teóricos del aprendizaje, que nos previenen del peligro de desinteresarnos por la conducta como actividad específica de un sistema viviente, y del no menos grave riesgo de centrar la explicación psicológica en entidades extrañas a la base somática del organismo. Un camino posible para evitar estos peligros consiste en contrastar la conducta mental no sólo mediante el tiempo de reacción, sino mediante registros EMG.

En colaboración con Guillermo Vallejo, iniciamos en el Departamento de Psicología Experimental de la Universidad de Barcelona una investigación en la que nos planteamos si el nivel de significado de unos estímulos verbales, presentados visualmente, influía en la activación EMG del músculo de la lengua, en una tarea de memorización y evocación de los estímulos presentados. —Es conocido que el pensamiento produce una activación apenas perceptible de la conducta vocal que recibe el nombre de lenguaje subvocal—. Contamos para ello con un polígrafo (Leti-Graph 2000) y con un tambor de memoria (Letica Instrumentos Científicos).

Nuestra hipótesis consistía en que si el nivel de significado de los estímulos era distinto para los sujetos, la conducta mental, registrada mediante la activación EMG subvocal en el polígrafo, también sería distinta.

Elaboramos dos series de 16 elementos cada una que diferían tan sólo por ser una de alto significado (AS) y la otra de bajo significado (BS). Definimos el nivel de significado por la frecuencia de uso de los elementos que constituían una y otra serie. En la serie AS los elementos eran trigramas (consonante-vocal-consonante) de denominación habitual: por ejemplo: SOL-LUZ-...-BAR. En la serie BS los elementos eran igualmente trigramas del mismo tipo, pero de no-denominación; por ejemplo: DEK-CUS-...-KEM. De este modo aseguramos que para nuestros sujetos los elementos de la serie AS tenían una probable frecuencia de uso y que los trigramas de la serie BS tenían una improbable frecuencia de uso.

Para controlar si el nivel de significado de una y otra serie era distinto registramos, simultáneamente, tanto la actividad subvocal mediante el polígrafo, como la evocación de las series mediante unas hojas de papel en blanco

en las que los sujetos escribían los trigramas estímulo que recordaban. El material estímulo (las series) se presentó trígama a trígama mediante el tambor de memoria. Con los trigramas de cada serie habíamos construido 16 listas, en cada una de las cuales un trígama nunca era precedido ni seguido por el mismo que lo había sido en una lista anterior. Esta técnica fue elaborada por Endel Tulving en 1962. En total cada sujeto contestó 32 hojas de respuesta, a saber: 16 para cada serie de alto y bajo significado.

A partir de unos sujetos con suficiente nivel de práctica en memorizar trigramas de bajo significado como los presentados, teníamos dos tipos de datos a considerar: a) los registros poligráficos de actividad EMG subvocal que habíamos tomado a lo largo de toda la prueba, antes de tener delante el material estímulo a memorizar, durante la memorización del mismo y durante la evocación escrita, tanto para la serie de AS como para la serie de BS; y b) las respuestas escritas de evocación del material estímulo que fueron cuantificadas según el número o frecuencia de aciertos conseguidos por cada sujeto en cada una de las listas de cada serie.

Del análisis de estos datos obtuvimos: 1) que, a pesar de existir diferencia estadísticamente significativa entre la activación EMG subvocal antes de tener delante el material estímulo a memorizar (línea base) y la activación EMG subvocal durante la memorización y la evocación, esta diferencia no fue estadísticamente significativa al comparar los registros de memoria y evocación bajo la serie AS con los obtenidos bajo la serie BS. 2) que el número de aciertos conseguidos en las listas de la serie de AS fue significativamente mayor que el número de aciertos alcanzados en las listas de la serie de BS. Ante estos resultados, concluimos que el nivel de significado no provocó en nuestros sujetos una distinta conducta mental, aunque sí influyó en el rendimiento de evocación de los mismos.

Resultaba por tanto evidente que un mayor nivel de significado producía una mejor evocación del material, pero que ésta no se hallaba causada por una distinta conducta mental. Pasamos, entonces, a estudiar si la mejor evocación de los sujetos frente al material más significativo podía explicarse porque estos hubiesen utilizado una estrategia de memorización distinta para cada serie. Para este propósito aplicamos, a las respuestas escritas de evocación dadas por los sujetos, el coeficiente de estructuración propuesto por Stéphane Ehrlich en 1965, que, sumariamente, consiste

en establecer el grado de relación con que el sujeto ha evocado los estímulos. Si el grado de relación entre los estímulos evocados es muy alto el coeficiente de estructuración tiende a la unidad; si el grado de relación entre los estímulos evocados por el sujeto es muy bajo, el coeficiente de estructuración tiende a cero. Los resultados que obtuvimos nos señalaron que el coeficiente de estructuración para la serie de AS era significativamente superior al coeficiente de estructuración para la serie de BS. Interpretamos, a la vista de estos resultados, que el significado facilitaba en los sujetos una estrategia que consistía en relacionar los trigramas para su evocación. Con todo, de nuestros datos no podemos concluir que se den dos estrategias claramente distintas.

Nos preguntamos por qué si se daba una misma conducta mental y se aplicaba por parte de los sujetos un mismo tipo de estrategia, no se conseguían los mismos resultados cuando los trigramas eran de bajo significado que cuando éstos eran de alto significado. Mediante la aplicación del coeficiente de estructuración vimos que los sujetos no empezaban a relacionar sus respuestas hasta que habían contestado determinado número de listas en cada serie. Comparando los registros EMG subvocales obtenidos antes de que los sujetos hubiesen estructurado con los alcanzados una vez habían empezado a estructurar, encontramos diferencias significativas. Antes de estructurar la actividad EMG subvocal es mayor que cuando se ha empezado a estructurar. Interpretamos este resultado, al ser la tarea de memorización, según la presuposición de que, antes de estructurar, el sujeto actúa mediante su memoria a corto plazo, y que una vez ha estructurado lo hace por medio de su memoria a largo plazo. Para confirmar esta explicación pasamos a realizar dos comparaciones:

La actividad EMG subvocal que manifiestan los registros poligráficos es más alta cuando los sujetos están memorizando (lectura) que cuando están evocando por escrito sus respuestas (ejecución). Esta diferencia no depende, según nuestros datos, del alto o bajo significado de los estímulos y por consiguiente puede interpretarse como una cierta evidencia empírica del modelo 3 propuesto por George Sperling en 1967, según el cual en la memoria sensorial (periférica) debemos considerar una función de exploración, una estructura de almacenamiento y una función de repaso. La mayor activación durante la lectura sería un índice cuantitativo de la exploración frente al estímulo. La menor activación durante la ejecución co-

rrespondería al repaso frente al almacén de reconocimiento. La diferencia en microvolt entre la función de exploración y la función de repaso vendría explicada por la mayor cantidad de información en el estímulo externo respecto a la disponible en el almacén intermedio.

La actividad EMG subvocal durante la lectura es mayor cuando los sujetos todavía no han estructurado sus respuestas que cuando ya han empezado a hacerlo y se les sigue presentando listas para su memorización. Esta diferencia si se ve influida por el nivel de significado de los estímulos. Existe mayor diferencia entre la lectura antes de estructurar y la lectura después de estructurar, cuando los sujetos están leyendo las listas de la serie AS que cuando están leyendo las de BS. Proponemos que este dato es acorde con el modelo de memoria (central) propuesto por Lloyd R. Peterson en *Scientific American*, en julio de 1966, según el cual el almacén a corto plazo es un mecanismo de actividad, mientras que el almacén a largo plazo es un mecanismo de cambio estructural. De acuerdo con nuestros datos el sujeto frente a las listas de la serie AS lo que hace es pasar toda la información de aquellas al almacén a largo plazo, lo cual le permite estructurar sus respuestas más pronto y mejor. En cambio, frente a las listas de la serie BS no toda la información contenida en ellas pasa a su almacén a largo plazo; la que lo consigue lo hace de forma indirecta, cosa que le obliga a estructurar sus respuestas más lentamente y peor.

Bajo la serie de AS los sujetos acuden a su almacén a largo plazo, para, mediante la reconstrucción del plan según el cual habían ingresado anteriormente la información, poder ahora realizar la evocación de los estímulos que les son presentados. La existencia de un plazo en el almacén a largo plazo es lo que sugiere a Peterson que este almacén es, de hecho, aprendizaje. Al ser la estructuración una de las posibles manifestaciones del aprendizaje, nuestra observación de que no existen diferencias significativas entre ejecución y estructuración en AS es consecuente con esta explicación.

Frente a la serie BS el sujeto retiene la información en su almacén a corto plazo porque los estímulos no presentan una correspondencia directa con los elementos disponibles en su almacén a largo plazo. Sólo algunos de los trigramas de BS son identificados de forma indirecta con algunos de los elementos de su almacén a largo plazo y entonces interviene la estructuración. De no suceder así, los trigramas de BS quedan disponibles para su evocación inmediata o desaparecen. (José María Tous.)

Enfermedades causadas por defectos en la comunicación intercelular

La integración de las actividades de las células del organismo corre a cargo de sustancias mediadoras que interaccionan con receptores específicos. Muchas enfermedades serían atribuibles a errores en tal sistema de comunicación

Edward Rubenstein

En medicina es a la vez clínicamente útil e intelectualmente satisfactorio descubrir el mecanismo responsable de la aparición de una enfermedad o grupo de enfermedades de causa desconocida. Recientemente se ha demostrado que un cierto número de enfermedades humanas, entre ellas afecciones tan diversas como el cólera, hipertiroidismo, miastenia gravis y ciertos tipos de diabetes, surgen como consecuencia de un mecanismo común: un defecto de comunicación intercelular. El descubrimiento de este mecanismo ha permitido formular un nuevo concepto sobre la existencia de un sistema implicado en la autorregulación del organismo. Los principales componentes de este sistema son señales químicas, denominadas mediadores, y estructuras celulares con las que aquéllas interaccionan, llamadas receptores.

Las células se comunican entre sí liberando mediadores que recorren distancias variables: unas veces llegan sólo a la célula vecina; otras, realizan largos trayectos a través de la corriente sanguínea llegando a partes distantes del organismo. Los mensajes son captados por receptores que transmiten la información a estructuras intracelulares donde la información captada desencadena una respuesta bioquímica.

Cuando los mediadores son hormonas esteroideas, la información que transmiten llega en general directamente al núcleo de las células efectoras donde interacciona con el material genético celular dando lugar a la síntesis de nuevas proteínas. Los procesos de interacción y síntesis requieren un cierto tiempo. Cuando los mediadores son hormonas peptídicas o catecolaminas, la información que transportan determina la modificación de proteínas ya sintetizadas, almacenadas en el citoplasma de la célula

efectora. Este proceso no requiere mucho tiempo y la respuesta biológica es rápida. En muchos sistemas la señal transmisora de la información es la forma cíclica del monofosfato de adenosina (AMP cíclico), sustancia producida cuando el enzima adenilciclase actúa sobre el precursor ubicuo trifosfato de adenosina (ATP) liberando dos de sus tres grupos fosfato. El extremo libre del grupo fosfato restante se combina con el átomo de carbono número tres de la ribosa (azúcar de cinco carbonos) del ATP para formar un anillo; de ahí el término cíclico. La concentración de AMP cíclico aumenta con la actividad de la adenilciclase y disminuye por la actividad del enzima fosfodiesterasa.

Las diversas acciones del AMP cíclico se atribuyen a su capacidad de convertir ciertas proteínas inertes en sus formas activas denominadas quinasas. Las quinasas modulan el metabolismo celular. Ponen en marcha o detienen ciertas reacciones metabólicas, activando o inactivando enzimas por el mecanismo de la fosforilación. Por el descubrimiento del AMP cíclico y de su papel central en el metabolismo celular se otorgó el premio Nobel de Medicina en 1971 a Earl W. Sutherland, Jr., de la Facultad de Medicina de Vanderbilt.

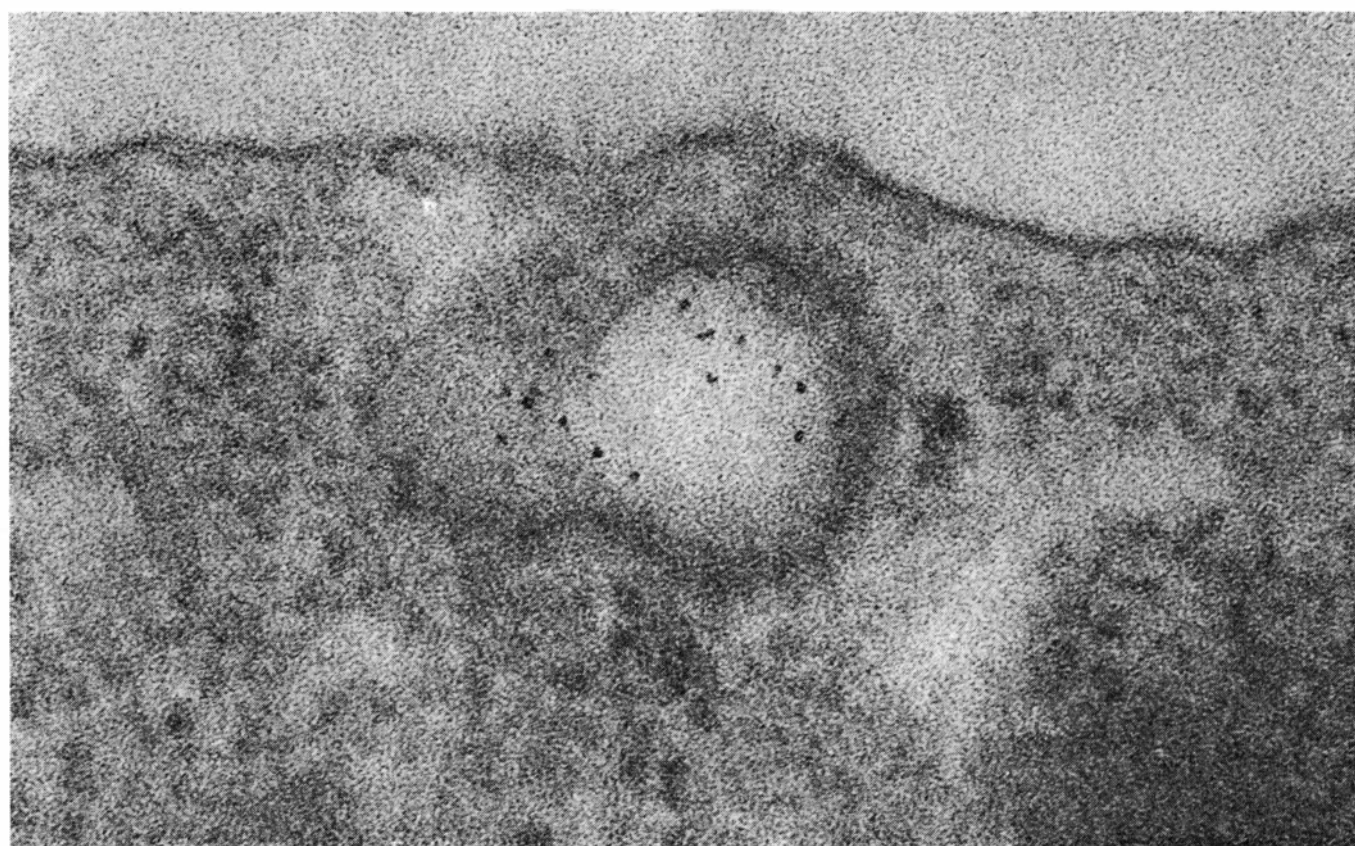
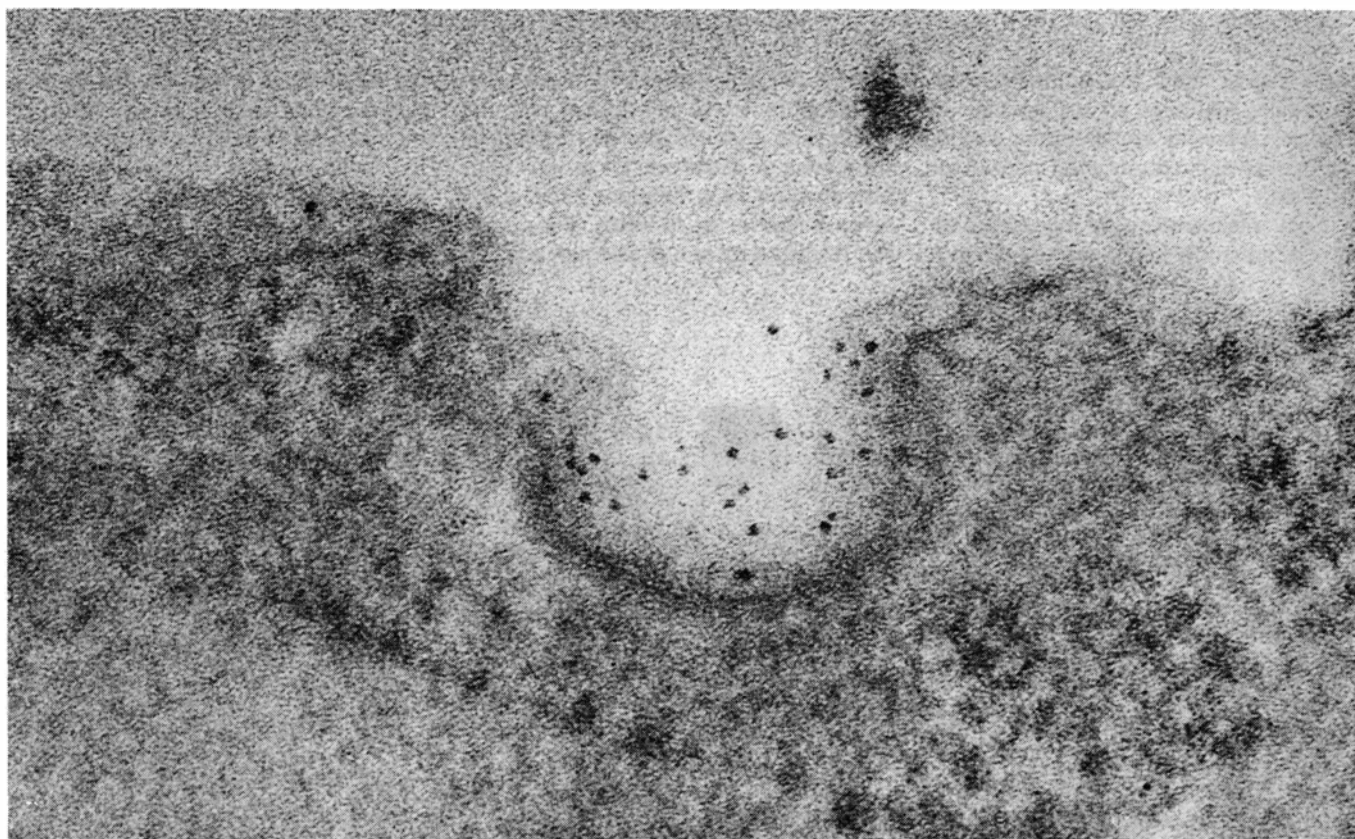
Estudios más recientes han indicado que los receptores de la membrana externa de la célula establecen comunicación con la adenilciclase a través de una proteína intermediaria que se une al trifosfato de guanosina (GTP). Esta proteína no sólo activa la ciclase, sino que puede disminuir la afinidad del receptor hacia el mediador. Tal mecanismo explicaría parcialmente el hecho de que niveles elevados de mediadores tienden a reducir la respuesta de sus receptores. Por ejemplo, la administración de ciertas drogas adrenérgicas a pacientes con

asma reduce el número de receptores adrenérgicos en los glóbulos blancos de la sangre. También la insulina ejerce un efecto depresor similar sobre su receptor, mientras que los estrógenos aumentan el número de receptores de la progesterona y la hormona tiroidea aumenta el número de receptores adrenérgicos beta en algunos tejidos.

El mediador inicial es denominado a veces primer mensajero y, segundos mensajeros, el AMP cíclico y otras sustancias transmisoras que parten de la vecindad del receptor y alcanzan otros puntos de la célula. La terminología desorienta a veces, puesto que la mayoría de los llamados primeros mensajeros no inician la respuesta en sentido estricto. En realidad son liberados en respuesta a órdenes anteriores que en muchos casos parten del sistema nervioso central como consecuencia de distintos procesos, que varían desde la percepción de un estímulo sensorial hasta la generación de una idea. Este concepto supone una ampliación del campo de la neuroendocrinología con algunos sesgos inesperados.

Mediadores, receptores y membranas

Los mediadores son moléculas cuyo tamaño y complejidad varían desde los aminoácidos (que constan de 10 a 27 átomos) a la insulina (constituida por unos 925 átomos). Los receptores son agregados gigantes formados por muchas moléculas, dispuestas en un conjunto que proporciona a cada tipo de receptor una estructura específica. Generalmente los mediadores químicos hidrofílicos (solubles en agua) no pueden difundir a través de la membrana celular para penetrar en el interior de la célula y sus receptores se encuentran en la su-



UN SISTEMA DE COMUNICACION intercelular resulta evidente en estas micrografías electrónicas realizadas por Richard G. W. Anderson, Joseph L. Goldstein y Michael S. Brown, del Centro de Ciencias de la Salud de la Universidad de Texas, en Dallas. La micrografía superior muestra una invaginación en la membrana de un fibroblasto humano, una célula del tejido conectivo. La invaginación está recubierta con receptores de lipoproteína de baja densidad, molécula de gran tamaño sintetizada en el hígado y que circula por la sangre transportando colesterol. Las células necesitan colesterol para mantener la estructura de sus membranas. Los puntos negros encima de la superficie de la invaginación son partículas de

lipoproteína de baja densidad unidas a la proteína ferritina, que por su densidad electrónica aumenta la visibilidad de las partículas en la micrografía. La figura inferior muestra la invaginación cerrada que engloba las partículas, formando una vesícula que es transportada al interior de la célula, donde el colesterol es utilizado. Una alteración de este mecanismo es responsable de la hipercolesterinemia familiar, un defecto congénito por el que las membranas carecen de un número suficiente de receptores para la lipoproteína de baja densidad (LDL, del inglés "low density lipoprotein"). La víctima sufre los efectos patológicos de un exceso de colesterol en la sangre. El aumento de ambas micrografías es de unos 227.000 diámetros.

Resulta evidente que la membrana celular es un componente importante en el

parte central de la membrana alejándose de los grupos solubles en agua. Entre las moléculas de fosfolípidos se encuentran moléculas planas y rígidas de colesterol. alineadas con las cadenas de ácidos grasos.

The diagram illustrates the mechanism of action of a secretagogue (MEDIADORES) on a cell. It is divided into two rows, each showing three stages (1, 2, 3) of the process.

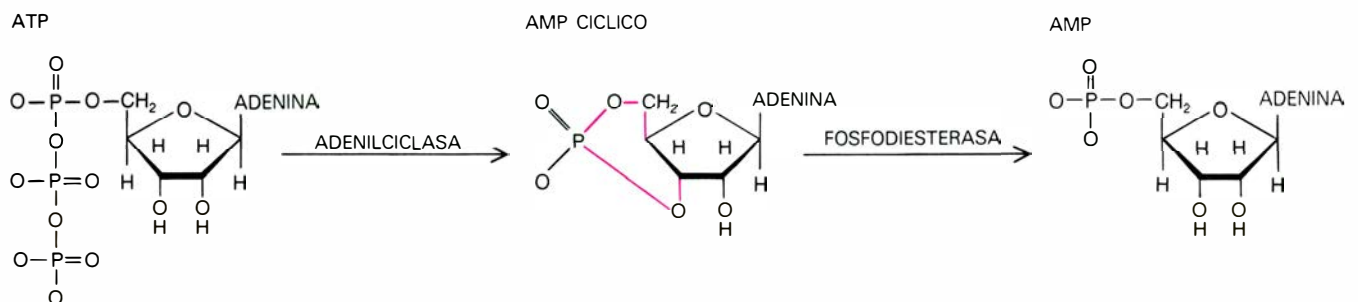
Row 1 (Top):

- Stage 1:** A secretagogue (MEDIADORES, represented by a black T-shape) binds to a receptor (RECEPTOR, represented by a grey U-shape) on the cell membrane (MEMBRANA CELULAR). The cell contains a nucleus (NUCLEO).
- Stage 2:** The binding of the secretagogue activates the receptor, which triggers the production of AMPc from ATP. The AMPc is represented by a pink square.
- Stage 3:** The increase in AMPc levels leads to the release of secretory granules (represented by grey dots) from the cell.

Row 2 (Bottom):

- Stage 1:** A secretagogue (MEDIADORES, represented by a pink T-shape) binds to a receptor (RECEPTOR, represented by a grey U-shape) on the cell membrane (MEMBRANA CELULAR). The cell contains a nucleus (NUCLEO).
- Stage 2:** The binding of the secretagogue activates the receptor, which triggers the production of AMPc from ATP. The AMPc is represented by a pink square.
- Stage 3:** The increase in AMPc levels leads to the release of secretory granules (represented by grey dots) from the cell.

intestinal de un fluido alcalino que incrementa la actividad de los enzimas digestivos. Posteriormente, el tracto digestivo reabsorbe el líquido. En el cólera (*serie inferior*) las acciones del mediador normal son mimetizadas por una toxina liberada por el bacilo del cólera. Cuando la toxina se une al receptor, el sistema del AMP cíclico es estimulado en exceso determinando la liberación de grandes cantidades de líquido en la luz intestinal. Cuando muchas células reciben esta estimulación anómala, se produce más líquido del que puede ser reabsorbido. Una persona que sufra la enfermedad pierde entonces grandes cantidades de líquido por vómitos y diarrea, a menudo con consecuencias fatales. (Las ilustraciones de esta página son de Ilil Arbel.)



zima fosfodiesterasa (*centro*) que abre el anillo y convierte el AMP cíclico en la forma inerte de AMP (*derecha*). El AMP cíclico es en muchos casos el “segundo mensajero” que aparece como respuesta intracelular a un mediador, por ejemplo una hormona, que llega desde otra célula. Las moléculas del mediador se unen a receptores específicos de la membrana celular.

muchas de las cuales pueden considerarse receptores, flotan o están anclados en la membrana. Algunos de ellos se extienden a través de todo su espesor, otros se encuentran en la superficie externa o interna. Algunas de las proteínas se comportan probablemente como canales a través de los cuales sustancias insolubles en los lípidos pueden penetrar en el interior de la célula. Los compuestos solubles en los lípidos, tales como los andrógenos, estrógenos, cortico-esteroides y vitaminas liposolubles difundirían a través de la membrana lipídica uniéndose a sus receptores específicos en el citoplasma. El receptor para la hormona tiroidea está probablemente en el núcleo celular.

Los compuestos hidrosolubles, tales como la hormona proteica insulina, no pueden atravesar pasivamente la barrera hidrofóbica, y sus receptores están situados en la membrana celular. Estudios recientes han puesto de manifiesto que los receptores de la membrana para la insulina y otras hormonas penetran en la célula después de haberse combinado con el mediador y se dirigen específicamente a determinadas localizaciones intracelulares, tales como la membrana nuclear, donde ejercen efectos prolongados regulando la expresión genética. Tales efectos quizá son iniciados por el receptor en vez del mediador, que serviría únicamente para activar el receptor y determinar su desplazamiento desde la membrana celular a un punto intracelular específico.

La interacción de la molécula del mediador con su receptor es altamente específica. Las regiones activas de cada una de las moléculas tienen contornos complementarios y una distribución de carga eléctrica que les permite establecer un estrecho contacto. La interacción origina una secuencia de reacciones bioquímicas que producen el efecto biológico.

En circunstancias normales, el receptor interacciona únicamente con el mediador apropiado. Cientos de compuestos químicos llegan a establecer contacto con el receptor, pero rebotan sin posteriores consecuencias. El alto grado de especificidad existente entre el mediador y el receptor se demuestra con las hormonas oxitocina y vasopresina. Cada una de ellas es un péptido simple, consistente en nueve aminoácidos, y sólo difieren entre sí en los aminoácidos que ocupan la tercera y la octava posición. Las hormonas son casi idénticas en cuanto a tamaño, forma y distribución de la carga eléctrica superficial, pero las pequeñas diferencias entre ellas son las responsables de sus efectos biológicos

totalmente distintos. La oxitocina activa receptores en las células de la musculatura lisa de la pared del útero iniciando su contracción durante el parto. La vasopresina activa receptores en las células epiteliales que cubren los túbulos colectores del riñón, determinando un incremento de la permeabilidad al agua de dichos túbulos, lo que permite al riñón reabsorber grandes cantidades de líquido. (La consecuencia es una reducción del volumen de orina.) La vasopresina no actúa sobre el útero, ni la oxitocina incide en el riñón.

Aunque la especificidad es muy elevada no es completa. Un receptor puede en ocasiones reaccionar con un compuesto inadecuado si las nubes electrónicas del compuesto son parecidas a las de la región activa del mediador. El receptor responde entonces a una señal errónea. Un ejemplo lo constituye la acción de la droga carbacol en la sinapsis del sistema nervioso vegetativo, que controla funciones involuntarias tales como la presión sanguínea y las contracciones del intestino.

Cuando dos neuronas (células nerviosas) establecen contacto (sinapsis) quedan separadas por un espacio lleno de líquido. En las terminaciones de la neurona presináptica existen vesículas rodeadas por membranas que contienen el neurotransmisor acetilcolina. Cuando un impulso nervioso alcanza el final de la célula, las moléculas de acetilcolina son liberadas de forma explosiva, difunden a través del estrecho resquicio existente entre las células y se acoplan como un enchufe a las cavidades existentes en los receptores de acetilcolina que cubren la superficie de la membrana postsináptica.

La droga carbacol es suficientemente parecida a la acetilcolina para sustituirla y actuar como neurotransmisor sintético. El receptor responde a la falsa señal que en este caso consiste en una sustancia utilizada en farmacología. En otros casos el error en la comunicación es el resultado de un defecto fisiológico que implica al mediador o al receptor.

Estos nuevos conceptos de la fisiología celular, relativamente simples, están revolucionando las ideas sobre el mecanismo productor de muchas enfermedades comunes. Un ejemplo lo constituye el cólera, uno de los peores azotes de la humanidad. Aunque se sabe desde hace años que el cólera está causado por la ingestión de un gran número de bacilos *Vibrio cholerae*, la enfermedad en sí no es una infección. El microorganismo no invade los tejidos; simplemente coloniza el tubo intestinal durante algunos días.

No puede penetrar o albergarse en los espacios intercelulares del epitelio que recubre el intestino, no es capaz de alcanzar los canales linfáticos ni de entrar en la corriente sanguínea. No hay datos microscópicos que evidencien daños en ningún tejido. El proceso patológico que acaba con la vida de la mitad de las víctimas no tratadas es el resultado de la respuesta de las células intestinales a sustancias químicas liberadas por la bacteria que actúan como si se tratara de una señal reguladora normal.

Error en el cólera

Las principales funciones del tubo digestivo son la digestión y la absorción de los alimentos. Estos procesos tienen lugar mediante la degradación de proteínas, carbohidratos y grasas por la acción de enzimas específicos segregados por el intestino delgado y el páncreas. Los enzimas actúan mejor en un medio alcalino, de modo que al llegar los alimentos al intestino delgado procedentes del estómago, una señal química (de origen indeterminado) interacciona con receptores de las células del intestino delgado y estimula el sistema enzimático de la adenilciclase, lo que determina el bombeo de alrededor de dos litros de líquido alcalino a la luz intestinal. El fluido proporciona un medio adecuado para la digestión de los alimentos y luego es reabsorbido en segmentos distales del intestino delgado y del colon.

El trabajo de distintos investigadores ha permitido establecer que la clave del cólera reside en una disfunción de los receptores. W. E. van Heyningen y colaboradores, de la Universidad de Oxford y de la Facultad de Medicina de la Johns Hopkins, demostraron que la toxina producida por la bacteria del cólera se unía a receptores de células que recubren el intestino delgado. Dos grupos de la Facultad de Medicina de Harvard (Daniel V. Kimberg, Michael Field y colaboradores y Geoffrey W. Sharp y Sixtus Hynie) establecieron que la toxina de la bacteria del cólera provocaba la secreción de líquido en el intestino delgado, aumentando la actividad de la adenilciclase de las células de la mucosa intestinal.

La molécula de la toxina del cólera consta de dos subunidades. Una de ellas se une a un punto de la membrana y la otra, que es mantenida en una determinada posición por la primera, estimula el sistema de la adenilciclase de tal modo que la célula bombea de 20 a 30 litros de agua hacia la luz del intestino delgado. Puesto que el líquido no puede ser reab-

sorbido a la misma velocidad, cantidades masivas del mismo se pierden por vómitos o diarrea. Las enormes pérdidas de líquido son la causa del gran número de muertes producidas por el cólera. La situación puede compensarse administrando al paciente cantidades adecuadas de líquido. El antibiótico tetraciclina también produce alivio acortando la duración del proceso y reduciendo la posibilidad de que el paciente se convierta en un portador de la enfermedad.

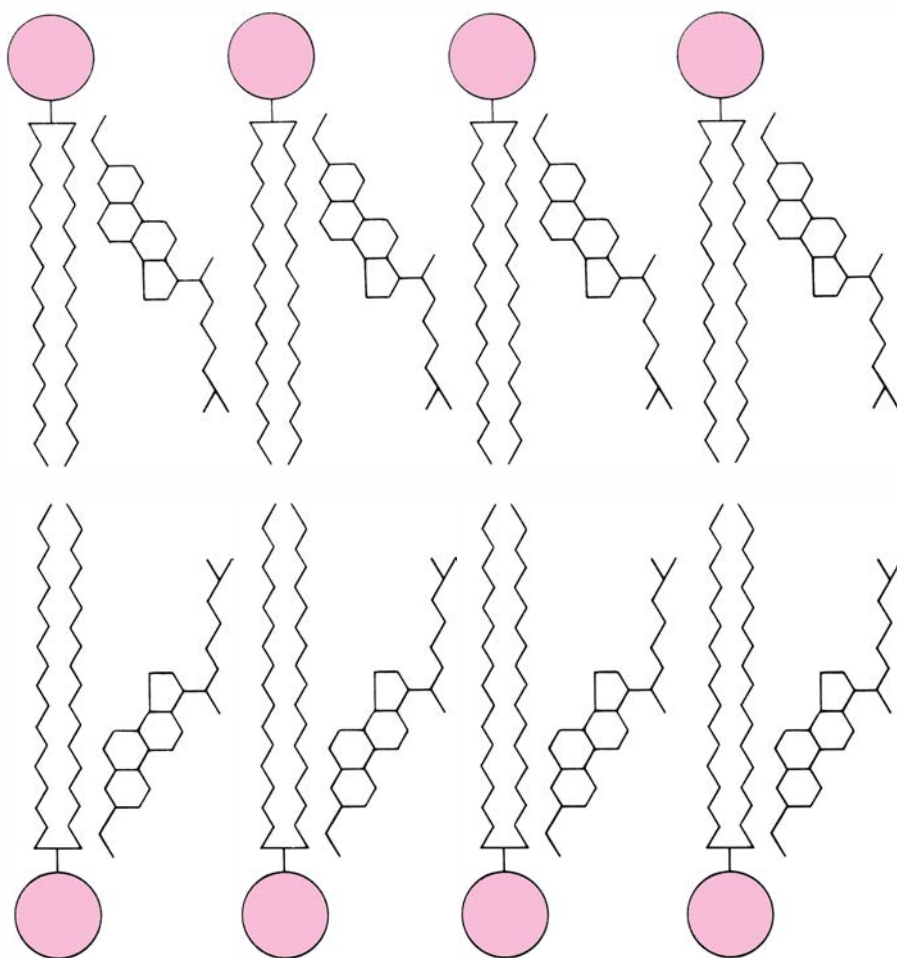
Otras enfermedades

La enfermedad de Graves, una causa común de hipertiroidismo, se caracteriza por un aumento del tamaño de la glándula tiroidea y un exceso de producción de hormona tiroidea. El exceso de hormona provoca diversos efectos adversos, principalmente por el incremento de la actividad metabólica secundaria al consumo ineficiente de la energía celular. El paciente manifiesta nerviosismo, tem-

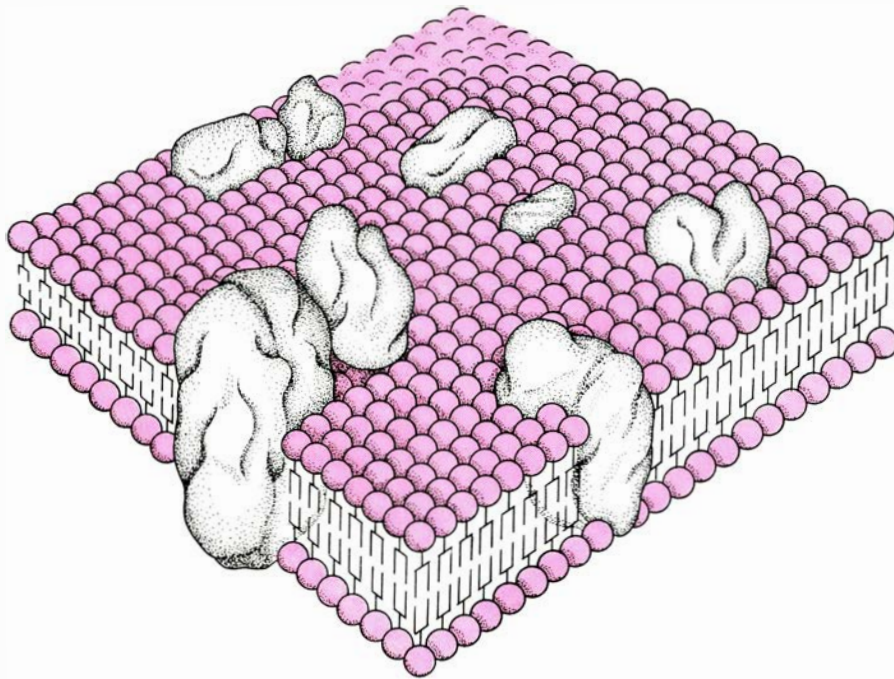
blor, pulso acelerado, sudoración, intolerancia al calor, pérdida de peso y otros síntomas.

Ordinariamente la hormona estimulante de la glándula tiroidea (TSH), sintetizada en la hipófisis, rige la actividad de las células de la glándula tiroidea productoras de hormona tiroidea. La hormona estimulante del tiroides se une a receptores de las células tiroideas y activa la adenilciclasa. Los niveles aumentados de AMP cíclico determinan la síntesis de hormona tiroidea y su liberación a la circulación. La hormona tiroidea inhibe, a su vez, la liberación por la hipófisis de la hormona estimulante del tiroides. Por tanto, un simple control por retroacción negativa regula la función de la glándula tiroidea. La actividad basal del sistema viene determinada por la hormona liberadora de tirotropina (TRH), producida en células hipotalámicas.

El plasma sanguíneo de los pacientes con la enfermedad de Graves contiene



LA MEMBRANA CELULAR es un componente clave del sistema de comunicación intercelular. Como consecuencia de su estructura los mediadores solubles en agua y los solubles en lípidos penetran en la célula por diferentes mecanismos. La membrana consta de una doble capa de moléculas de fosfolípidos, dispuestas de modo que sus grupos hidrosolubles (*esferas coloreadas*) están dirigidos hacia las dos caras de la membrana, externa e interna, mientras que las cadenas de ácidos grasos se dirigen hacia la parte central de la misma. Dispuestas entre las moléculas de fosfolípidos se encuentran las moléculas planas y rígidas de colesterol que aparecen representadas aquí a la derecha de las cadenas de ácidos grasos.



PROTEINAS DE LA MEMBRANA CELULAR. Dichos polipéptidos incluyen estructuras que se consideran receptores. Algunas de estas proteínas llamadas proteínas integrales atraviesan la membrana; otras, las denominadas proteínas periféricas, se encuentran en la superficie interna o externa de la membrana celular y están unidas a proteínas integrales. Algunas de las proteínas forman probablemente canales a través de los cuales los mediadores insolubles en lípidos penetran en la célula. Los mediadores solubles en lípidos difunden a través de la envoltura lipídica de la célula. La interacción de la molécula del mediador con su receptor particular se muestra como altamente específica.

un anticuerpo estimulante del tiroides. S. Qasim Mehdi y Joseph P. Kriss, de la Facultad de Medicina de la Universidad de Stanford, han demostrado que la inmunoglobulina interacciona con receptores de la hormona estimulante del tiroides localizados en las células tiroideas, compitiendo con la hormona hipofisaria y activando continuamente los receptores. Se desconoce la causa que desencadena la producción del anticuerpo. En algunos casos, el daño previo sufrido por la glándula tiroides parece importante, en otros casos contribuiría también a una predisposición genética.

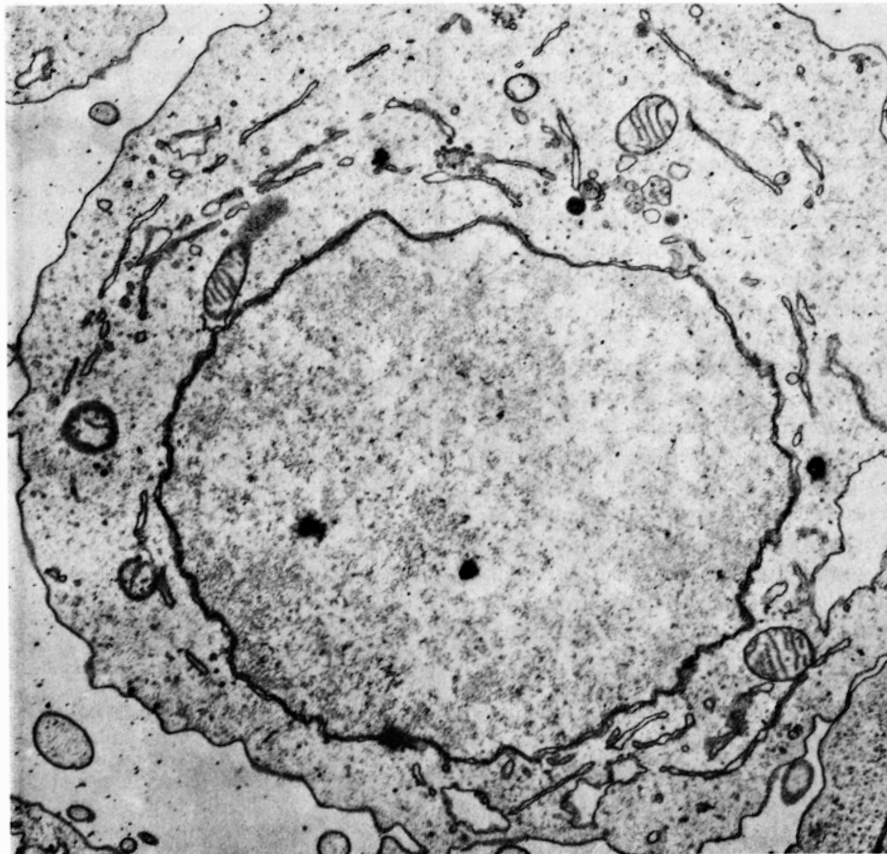
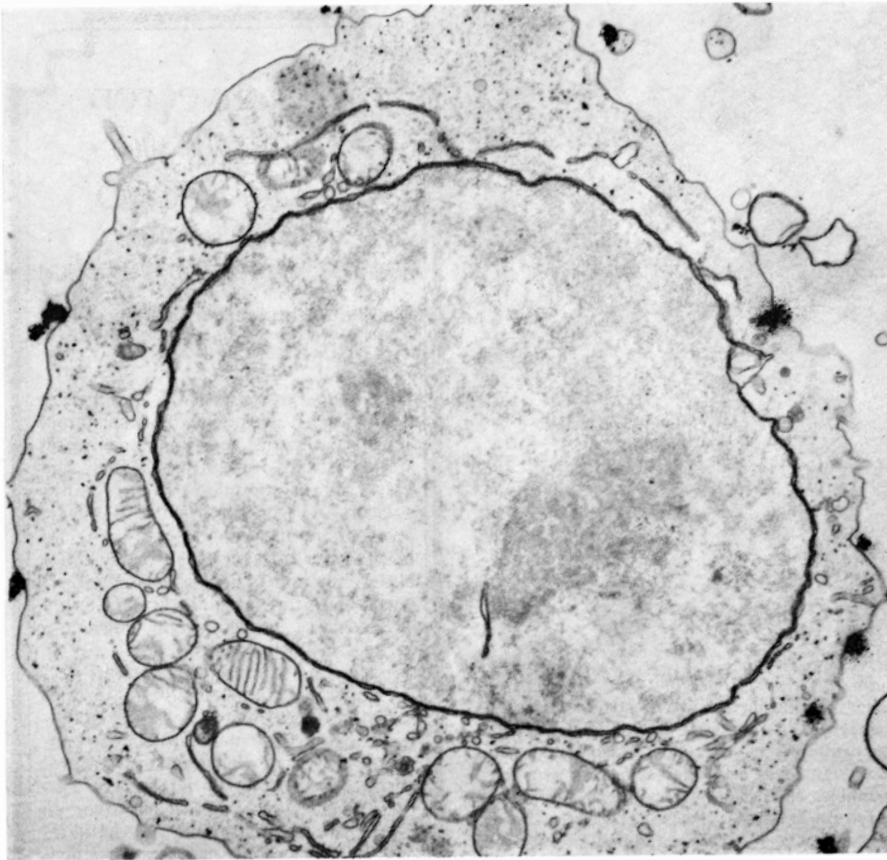
En cualquier caso, la glándula tiroides es entonces dirigida por un anticuerpo estimulante en lugar de la hormona reguladora normal. Además, el control por retroacción negativa deja de operar. Se produce, en consecuencia, un aumento de la síntesis y secreción de hormona tiroidea y aparecen los signos clínicos asociados al hipertiroidismo. El proceso patológico es una consecuencia de la similitud funcional entre una porción del anticuerpo y una porción de la molécula de TSH.

Un mecanismo en cierto modo similar es responsable de la miastenia gravis, una alteración a veces importante en la que el paciente muestra una intensa debilidad muscular. La utilización repetida de un músculo intensifica los síntomas.

Los músculos de la mandíbula muestran cansancio después de una masticación prolongada; los párpados caen después de permanecer abiertos durante un periodo largo de tiempo; la voz vacila después de conversaciones largas.

Se ha demostrado que la mayoría de estos pacientes poseen un anticuerpo circulante que no sólo se combina con los receptores de la acetilcolina en las sinapsis neuromusculares, sino que destruye los receptores. Algunos pacientes muestran signos evidentes de alteración del timo, glándula responsable de la producción de un tipo de células inmunitarias. La transferencia pasiva de anticuerpos a través de la placenta a la circulación fetal explica la aparición de la enfermedad en recién nacidos de madres enfermas. Algunas semanas después del nacimiento, los anticuerpos resultan degradados en los tejidos del niño y se produce la recuperación espontánea.

Las investigaciones llevadas a cabo por Michael S. Brown y Joseph L. Goldstein, del Centro de Ciencias de la Salud de la Universidad de Texas en Dallas, han permitido establecer que una peligrosa enfermedad que cursa con elevadas cifras de colesterol en sangre es consecuencia de otra alteración de los receptores. Esta enfermedad, que es hereditaria y se transmite a la mitad de la descendencia, provoca una marcada elevación del nivel del colesterol en la san-



MOVIMIENTO DEL MEDIADOR, en este caso insulina, según se muestra en estas micrografías de linfocitos humanos en medio de cultivo. Las células fueron incubadas con insulina marcada y se practicaron autorradiografías. La insulina aparece como puntos negros de forma irregular. En la micrografía superior, realizada después de 30 segundos, toda la insulina está localizada en la parte periférica de la célula. En la micrografía inferior, realizada después de 30 minutos, la insulina ha penetrado en la célula y parte de ella se encuentra en el interior del núcleo. Presumiblemente, la insulina se une a receptores específicos y la unión determina el movimiento hacia el interior de la célula. Las micrografías, realizadas por I. D. Goldfine, representan un aumento de 13.300 diámetros.

gre, enfermedad coronaria prematura y depósitos de colesterol en la piel y ciertos tendones.

Las células requieren colesterol para el mantenimiento de sus membranas deterioradas por el uso. El hígado sintetiza colesterol a partir de sus precursores y lo libera en la sangre formando parte de las lipoproteínas de baja densidad (LDL), que son eliminadas de la sangre a través de receptores específicos de la membrana celular. Cuando la célula necesita una cantidad suplementaria de colesterol, se produce un incremento en el número de receptores de LDL que captan las moléculas de lipoproteína que llegan a la membrana celular. Cuando las necesidades de una célula han sido satisfechas se produce una disminución del número de receptores de LDL, lo que permite que el colesterol de las lipoproteínas sea utilizado por otras células que lo requieran.

Los pacientes con hipercolesterinemia familiar, el nombre de esta enfermedad hereditaria, son incapaces de producir cantidades adecuadas de receptor de LDL en las membranas celulares. Los niveles en sangre de LDL (y por tanto de colesterol) aumentan y aparecen las lesiones producidas por exceso de colesterol. Las personas homocigóticas para este defecto (es decir, aquellas que han heredado la alteración genética de ambos padres) carecen prácticamente de receptores LDL. Como consecuencia, aparecen niveles elevadísimos de colesterol en plasma y estos pacientes sufren a menudo enfermedad coronaria fatal en la niñez o adolescencia. La enfermedad puede detectarse precozmente en la vida fetal analizando el líquido amniótico. Los padres pueden entonces recibir consejo sobre las dificultades que deberán afrontar. Se ha observado también otra forma de la enfermedad en la que el número de receptores LDL es normal, pero el proceso mediante el cual el receptor unido al colesterol pasa de la superficie exterior de la célula al medio intracelular está alterado.

Diabetes e insulina

Varios tipos de diabetes mellitus, algunos de ellos frecuentes, están asociados a alteraciones de la función de los receptores. El relato empieza con la interacción de la glucosa en sangre y la insulina. La glucosa, procedente de la digestión y absorción intestinal de los carbohidratos o de las reservas o síntesis hepáticas, es una fuente energética importante y un precursor de distintas moléculas celulares. Resulta esencial para la continua supervivencia de las neuronas

OXITOCINA	1	2	3
	CYS	TYR	ILE
	6	5	4
ARG-VASOPRESINA	1	2	3
	CYS	TYR	PHE
	6	5	4
	7	8	9
	CYS	ASN	GLN
	7	8	9
	PRO	LEU	GLY
	7	8	9
	PRO	ARG	GLY

ESPECIFICIDAD DE UN SISTEMA DE COMUNICACION INTERCELULAR, ilustrada para las hormonas oxitocina y vasopresina. Cada una de ellas consta de nueve aminoácidos. Los aminoácidos son idénticos salvo en las posiciones número 3 y número 8 (que aparecen representados en color) y, sin embargo, las dos moléculas tienen funciones completamente diferentes y, presumiblemente, utilizan receptores distintos. La oxitocina (a la izquierda) actúa sobre el útero y la vasopresina sobre el riñón.

del sistema nervioso central. La glucosa no puede atravesar la membrana de las células musculares o de las células del tejido adiposo sin la ayuda de la insulina. Al aumentar la concentración de glucosa en sangre después de una ingesta, el nivel de insulina (sintetizada y liberada por las células beta del páncreas) aumenta de forma similar. La insulina activa receptores específicos en las membranas celulares. Los receptores probablemente proporcionan una vía a través de la cual la glucosa y otras sustancias pueden penetrar en la célula.

Se ha demostrado recientemente que tan pronto como la insulina se combina

con los receptores, éstos se desplazan desde la membrana hacia estructuras efectoras intracelulares. El movimiento está dirigido específicamente hacia determinados puntos. Muchos de los complejos insulina-receptor alcanzan la superficie de la membrana nuclear donde presumiblemente originan las acciones biosintéticas a largo plazo asociadas a la insulina.

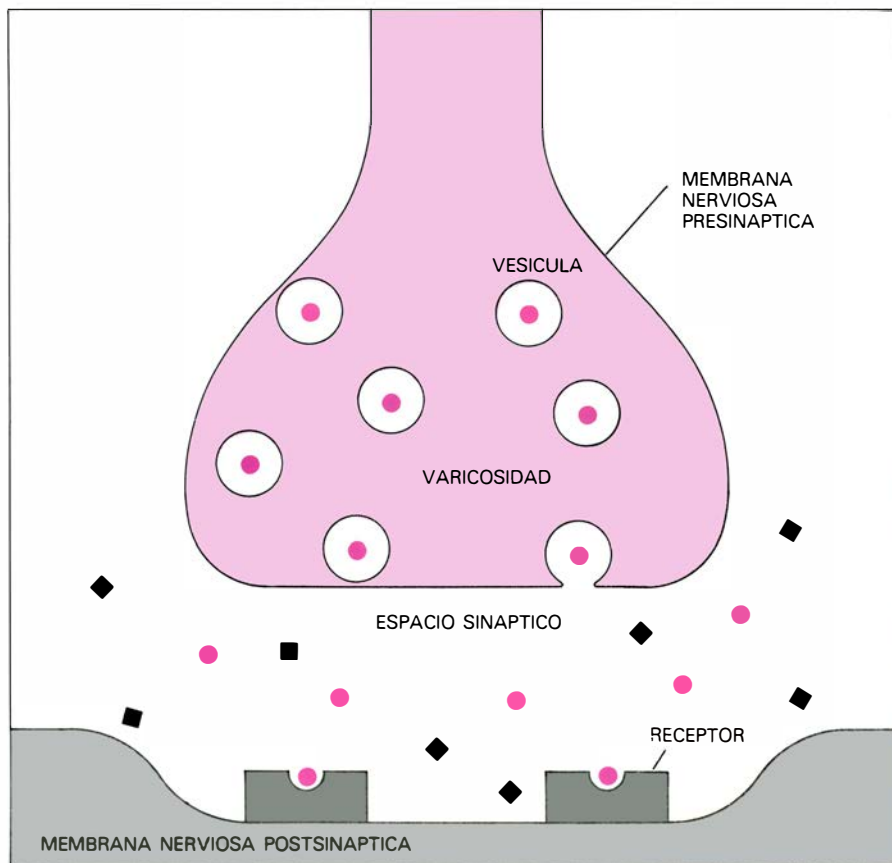
La insulina desempeña también un papel importante en la regulación del metabolismo de los hidratos de carbono. Cuando el nivel de insulina en el plasma sanguíneo es elevado, el hígado almacena glucosa en forma de glucógeno.

Cuando el nivel de insulina en el plasma es bajo, el glucógeno se descompone y el hígado libera glucosa en la corriente sanguínea.

¿De qué modo las alteraciones de la comunicación intercelular son responsables de la diabetes? Una forma de diabetes llamada juvenil o dependiente de la insulina se produce probablemente como consecuencia de una infección viral de las células beta del páncreas. Bien la infección viral en sí, o los anticuerpos producidos frente al virus, destruyen las células beta y detienen permanentemente la producción de insulina. El hígado de los pacientes con esta grave deficiencia de insulina libera grandes cantidades de glucosa que no pueden ser captadas por el músculo o por las células del tejido adiposo. La concentración de glucosa en sangre aumenta abruptamente. La administración de insulina mediante inyección detiene la producción exagerada de glucosa por el hígado y activa los receptores de modo que el azúcar puede penetrar en las células, con lo que se compensan muchas de las alteraciones metabólicas asociadas con este tipo de diabetes.

Gerald M. Reaven y Jerrold M. Olefsky, de la Facultad de Medicina de Stanford, han demostrado que, en una forma común de diabetes que suele aparecer en individuos de mediana edad, las células de varios tipos de tejido presentan un número muy escaso de receptores para la insulina. En algunos de estos individuos parece apreciarse un exceso de producción de insulina. Si la enfermedad coincide con un estado de obesidad puede lograrse una mejoría rebajando el peso. La concentración de receptores de insulina en las membranas celulares parece incrementarse al corregir el exceso de ingestión de calorías. No se ha probado, sin embargo, que la mejoría de la diabetes se deba al aumento de receptores para la insulina. Otra forma de diabetes ha sido atribuida a una anomalía estructural de la insulina.

Jesse Roth y colaboradores, del Instituto Nacional de la Artritis y Enfermedades Digestivas y Metabólicas, han demostrado que la obesidad suele ir asociada a una disminución del número de receptores de insulina y que el número vuelve a la normalidad cuando la ingestión de calorías es negativa, es decir, menor de las necesarias para mantener un determinado peso. Los mismos investigadores han demostrado una disminución de la afinidad de los receptores hacia la insulina en la rara enfermedad denominada ataxia telangiectasia. (Las víctimas de esta enfermedad genética su-



LA COMUNICACION ENTRE CELULAS NERVIOSAS tiene lugar en la sinapsis, una de las cuales se muestra en este esquema. Las varicosidades o dilataciones de la terminación nerviosa contienen vesículas llenas de sustancia transmisora, en este caso acetilcolina (color). A la llegada de impulsos nerviosos, la acetilcolina es liberada de las vesículas en el espacio sináptico existente entre la terminación nerviosa y la célula nerviosa con la que se establece la conexión. Los receptores de la membrana, en esta última célula, se unen sólo a la acetilcolina y no a otras sustancias químicas (cuadrados negros).

fren contracciones musculares incoordinadas e infecciones recurrentes por alteración de la respuesta inmunitaria.) Se considera que anticuerpos anormales bloquearían los receptores de insulina causando la diabetes. Los diferentes estudios realizados han proporcionado una sólida evidencia de que los receptores de la insulina desempeñan un papel importante en las alteraciones del metabolismo de la glucosa.

En un estudio relacionado, llevado a cabo por Jana B. Havrankova, Michael J. Brownstein y Roth, de los Institutos Nacionales de la Salud, se demostró que los receptores de la insulina estaban ampliamente distribuidos en el cerebro de la rata. Aunque no está claro si los receptores están localizados en las células nerviosas, en las células del tejido conectivo de sostén o en los vasos sanguíneos, la elevada concentración de receptores en las vías que controlan la actividad nutritiva es un hallazgo intrigante. Desde hace tiempo se sabe que la insulina no es necesaria para la entrada de glucosa en las neuronas del sistema nervioso central. ¿Ejerce la insulina alguna otra función tal como modificar el apetito? ¿Proporciona este hallazgo alguna clave en la relación entre exceso de ingesta y diabetes?

Sustancias en el cerebro

Un gran número de compuestos químicos están concentrados en las células cerebrales aunque no actúan como neurotransmisores. Muchos de ellos son al parecer moduladores de la actividad de las células nerviosas, aumentando o disminuyendo la respuesta transmitida en la sinapsis a la llegada de impulsos eléctricos. Entre estas sustancias cabe citar las hormonas sexuales, prostaglandinas, glucocorticoides suprarrenales y opiáceos endógenos. Un importante opiáceo endógeno (péptido cerebral con elevada especificidad hacia su receptor) ha sido recientemente descubierto por Avram Goldstein, de la Facultad de Medicina de Stanford y de la Fundación para la Investigación de la Adicción. El nuevo opiáceo endógeno, denominado dinorfina, es 200 veces más potente que la morfina y 50 veces más potente que la beta endorfina identificada con anterioridad. La función puede relacionarse con el mecanismo de regulación cerebral de la tolerancia al dolor. Algunos compuestos parecen interactuar directamente con procesos bioquímicos, y otros lo harían a través de receptores.

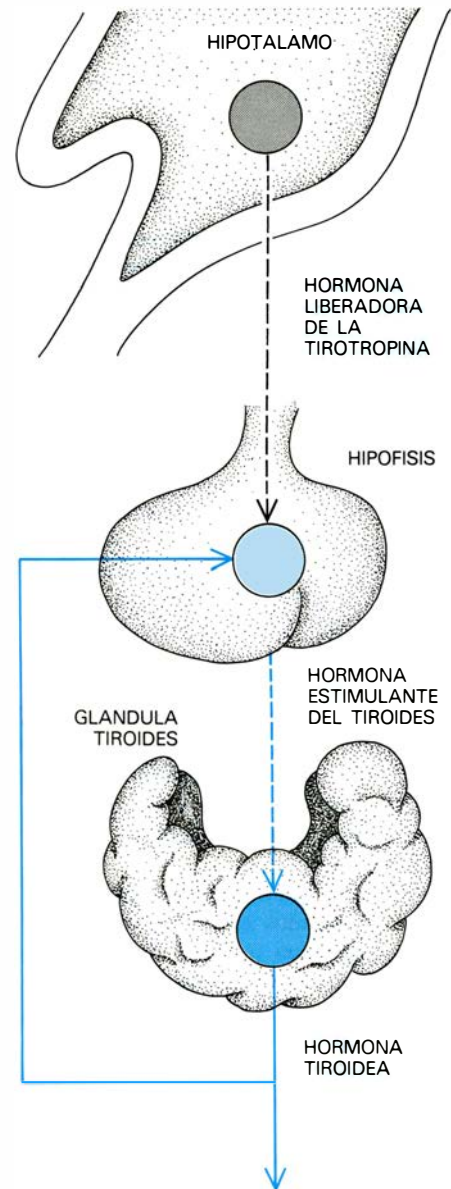
Estudios realizados en roedores han puesto de manifiesto que las hormonas gonadales no sólo influyen en la con-

ducta instintiva, sino que desempeñan un papel importante durante períodos críticos al comienzo del desarrollo, determinando la diferenciación sexual del cerebro. Probablemente en estos animales los esteroides sexuales influyen en el desarrollo de determinadas vías neuronales y en la actividad funcional de las células nerviosas.

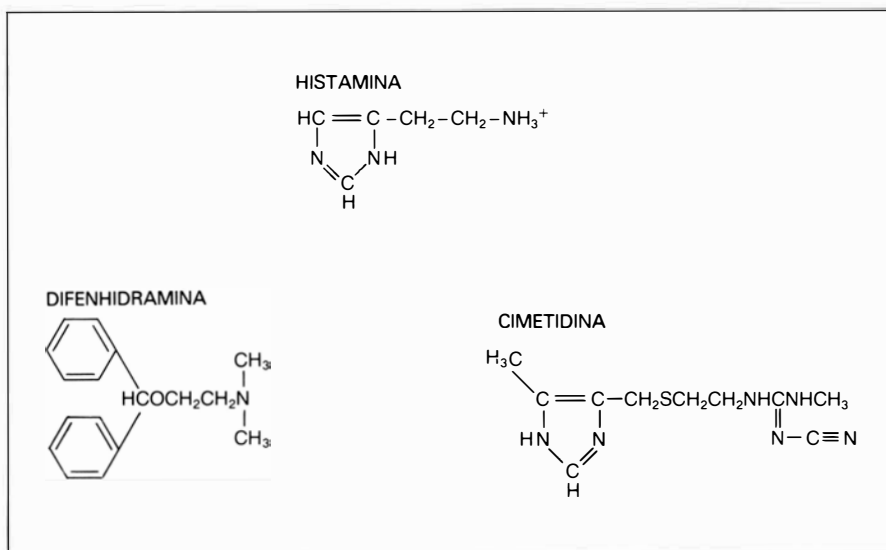
La importancia relativa de las influencias hormonales y ambientales en el desarrollo sexual de los seres humanos es objeto de controversia. Los estudios llevados a cabo por Julianne Imperato-McGinley y colaboradores, de la Facultad de Medicina de la Universidad Cornell y la Universidad Nacional Pedro Enríquez Ureña de la República Dominicana, sobre una extraña forma genética de pseudohermafroditismo observado en los habitantes de algunos pueblos dominicanos, parece indicar que los andrógenos intervienen de un modo destacado en la formación de la identidad sexual masculina. Poco después de la pubertad, prácticamente todos los niños afectados, que tienen cromosomas masculinos y niveles de testosterona en sangre normales para su edad, pero que han sido educados como niñas por la apariencia externa de los genitales, cambian su identidad y papel sexual. Evidentemente se requiere una mayor información sobre la contribución de los cromosomas, gónadas, hormonas y receptores (incluyendo los receptores de hormonas sexuales en el cerebro) para resolver los complejos fenómenos que rodean la disfunción sexual.

Pruebas indirectas de alteraciones del sistema de comunicación química intercelular se han encontrado en distintas alteraciones de la conducta. Por ejemplo, deficiencias funcionales de los neurotransmisores serotonina y noradrenalina parecen estar implicadas en ciertas formas de depresión, que pueden desencadenarse o exacerbarse por la administración de drogas que producen una depleción de neurotransmisor en las neuronas productoras de tales compuestos. Recientemente se han obtenido datos que demuestran la acción de algunas drogas antidepresivas bloqueando ciertos receptores de histamina en el cerebro. Muchas de las manifestaciones de los estados esquizofrénicos parecen ser la expresión de una excesiva actividad de la dopamina en determinadas vías nerviosas. Los síntomas se ven intensificados por los efectos similares a la dopamina que ejercen las anfetaminas y aliviados por una serie de agentes antipsicóticos, todos ellos conocidos bloqueadores de la neurotransmisión dopaminérgica.

Algunas enfermedades neurológicas son actualmente consideradas como ejemplos posibles de disfunción en la neurotransmisión. Consideremos la enfermedad de Parkinson, producida por la lesión de centros inferiores del cerebro como consecuencia de una encefalitis, arterioesclerosis, por sustancias tóxicas o defectos metabólicos. Los síntomas de esta enfermedad consisten en altera-



EL CONTROL por retroacción negativa rige la actividad hormonal del hipotálamo, hipófisis y tiroides. La hormona estimulante del tiroides, sintetizada en la hipófisis, controla la producción de la hormona tiroidea en la glándula tiroides. El incremento en la concentración de hormona tiroidea inhibe la liberación de hormona estimulante del tiroides. El sistema en su conjunto está controlado por la hormona hipotalámica liberadora de tirotropina. En la enfermedad de Graves, una forma de hipertiroidismo, se produce una falsa señal consistente en un anticuerpo circulante en la sangre que estimula la glándula tiroides. La glándula produce un exceso de hormona tiroidea y el control por retroacción deja de operar.



LA HISTAMINA COMO MENSAJERO evoca respuestas mediante dos tipos distintos de receptores. Los receptores H_1 se encuentran localizados en el tracto respiratorio y actúan como mediadores en los fenómenos que acompañan a la fiebre del heno y al asma. Los receptores H_2 se encuentran en el estómago y median en la secreción de ácido clorhídrico. Curiosamente, la estructura molecular de la droga antihistaminica difenhidramina (*izquierda*), que actúa bloqueando los receptores H_1 , no guarda relación estructural con la histamina, mientras que la estructura de la cimetidina (*derecha*) y compuestos relacionados, que bloquean los receptores H_2 , es similar a la de la histamina. Ordinariamente una sustancia que mimetiza los efectos de un mediador muestra analogía estructural con dicho mediador.

ciones de la marcha o de la postura. Es característica la falta de balanceo de los brazos al andar, los pasos cortos, lentos, arrastrando los pies, y la existencia de movimientos bruscos, rápidos e involuntarios que impulsan el cuerpo inclinandolo hacia adelante. La espasticidad de los músculos de los párpados, mejillas y boca congela la expresión facial incapaz de comunicar emociones aunque éstas se sientan profundamente. Un temblor rítmico aparece a menudo, particularmente cuando la persona afectada está en reposo.

El análisis químico de los tejidos cerebrales implicados en el parkinsonismo ha revelado una marcada depleción de dopamina y sus metabolitos. Puesto que la dopamina no puede atravesar la pared de los capilares cerebrales, se emplea con finalidad terapéutica un precursor, la L-DOPA, para reponer las reservas de neurotransmisor. El tratamiento ha sido ulteriormente mejorado añadiendo una droga que inhibe la destrucción de la L-DOPA en los tejidos periféricos. En algunos pacientes el tratamiento es poco eficaz; en otros lo es mucho, probablemente porque el defecto subyacente está limitado a funciones en las que la dopamina es el mediador.

Otra posible alteración de la neurotransmisión se da en la corea de Huntington, una devastadora enfermedad hereditaria del sistema nervioso central que produce demencia progresiva e incesantes sacudidas y movimientos contorsionantes. La enfermedad no se ma-

nifiesta clínicamente hasta la vida adulta y por ello se transmite generación siguiente, la mitad de cuyos miembros se verán afectados. Las víctimas a menudo pasan años de miedo y depresión, siendo una causa frecuente de muerte el suicidio.

Ciertas áreas cerebrales de los pacientes que mueren por esta enfermedad muestran grandes pérdidas de neuronas que contienen el neurotransmisor ácido gamma-aminobutírico (GABA). Investigaciones recientes han puesto de manifiesto anomalías en los fosfolípidos de la membrana de la neurona que impedirían el acceso del GABA a su receptor. La búsqueda de una droga análoga capaz de alcanzar las neuronas cerebrales y activar los receptores GABA está en marcha. (El neurotransmisor ácido gamma-aminobutírico no atraviesa de ningún modo la barrera existente entre la sangre y el cerebro.)

En biopsias realizadas en el curso de intervenciones quirúrgicas de tumores primarios de glándula mamaria, alrededor de dos tercios de las muestras poseen receptores que se unen a los estrógenos. Se dispone actualmente de un ensayo clínico para la detección de tales receptores. Los tumores de pacientes postmenopáusicas contienen más frecuentemente receptores de estrógenos que las pacientes premenopáusicas, lo cual es extraño si se tiene en cuenta que las mujeres más viejas ya no producen estrógenos. La mayoría de los tumores de mama que contienen receptores res-

ponden a las manipulaciones hormonales, por lo que el test resulta útil para seleccionar las pacientes en las que el tratamiento tendría eficacia.

Al menos dos tipos de receptores responden a la histamina y ambos son importantes terapéuticamente. Los denominados conjuntamente receptores H_1 se encuentran en el tracto respiratorio y son mediadores de las respuestas vaculares, de las respuestas de la musculatura lisa y de las secreciones de las vías respiratorias en la fiebre del heno y en el asma. Los receptores H_2 se encuentran fundamentalmente en el estómago y son mediadores en la secreción del ácido clorhídrico.

Las drogas antihistaminicas convencionales bloquean los receptores H_1 y se han utilizado durante mucho tiempo en las reacciones alérgicas. Su configuración química no guarda relación con la de la histamina. Tales agentes no actúan sobre los receptores H_2 . Un nuevo tipo de compuestos, relacionados con la droga cimetidina son potentes agentes bloqueantes de los receptores H_2 y resultan útiles para reducir la secreción de ácido en ciertas úlceras gástricas. La cimetidina y compuestos similares muestran analogía estructural con la histamina a la que sustituyen como mediadores.

Otro nuevo tipo de drogas bloquea los receptores betaadrenérgicos en el corazón y vasos sanguíneos. Estos agentes, de los cuales el propranolol es uno de los más ampliamente utilizados en los Estados Unidos, disminuyen los efectos de la estimulación adrenérgica. Con ello reducen el trabajo del corazón durante el stress físico o psíquico y previenen los ataques de dolor torácico en pacientes con un flujo sanguíneo coronario inadecuado. Ese tipo de compuestos resultan también efectivos para prevenir ciertas clases de alteraciones del ritmo cardíaco y para tratar algunas formas de hipertensión.

Los conceptos de mediador, receptor y de alteraciones en la comunicación intercelular son nuevos y resulta difícil juzgarlos con la adecuada perspectiva. No obstante, los casos descritos (habiéndose mencionado únicamente algunos de los muchos investigadores que han realizado importantes contribuciones en este campo) representan avances importantes en biología y medicina. Probablemente, futuras investigaciones revelarán que muchas enfermedades tienen su origen en el exceso o defecto de la síntesis de un mediador o en alteraciones de la estructura de los receptores o del sistema intracelular con el que aquéllos interactúan.

La rotación de los cometas

Ciertas sorprendentes variaciones en el período orbital del Cometa Encke, que completa una revolución en torno al Sol cada 3,3 años, pueden atribuirse a la rotación de su gélido núcleo y al empuje de los gases que se evaporan del mismo

Fred L. Whipple

Los cometas, como los átomos, tienen un núcleo. Los núcleos de los cometas, sin embargo, han sido menos dóciles que los de los átomos. El núcleo atómico fue identificado por primera vez en 1911, unos 40 años antes de que yo pudiera demostrar que los cometas tienen un núcleo (que entonces comparé a una bola de nieve sucia). Transcurrió un periodo algo mayor entre la introducción del concepto de que los núcleos atómicos giran y las primeras mediciones de unos pocos periodos de rotación de núcleos cometarios en 1977. Se sabe desde hace tiempo que los ejes de rotación de los núcleos atómicos giran cuando se someten a un campo magnético. Aquí describiré el giro del eje de rotación de un núcleo cometario.

En el estudio de los núcleos atómicos y de los núcleos cometarios se aprecian dos semejanzas: su invisibilidad y su tamaño relativo. Nadie puede ver un núcleo atómico, y rara vez, si alguna, podemos observar el verdadero núcleo sólido de un cometa, ni siquiera con la ayuda de un gran telescopio. El núcleo de un átomo tiene un diámetro de alrededor de una cienmilésima de diámetro del átomo. Una relación semejante vale para el núcleo de un cometa respecto al gaseoso y polvoriento coma, o cabeza, del cometa, que es lo que se ve o se fotografía.

El físico tenía una ventaja sobre el astrónomo en el estudio de un cuerpo de tamaño tan inferior al del objeto del que forma parte. Los átomos son inmensamente más abundantes que los cometas. Además, sus núcleos tienen una carga eléctrica y una polaridad magnética (a causa de su rotación). Mientras que el físico puede investigar un núcleo atómico allá donde hay el instrumental de laboratorio apropiado, el astrónomo debe aguardar pacientemente para obtener una distante vista de uno de los escasos cometas que de tarde en tarde pasan. Sin embargo, la desventaja del astrónomo se reduciría mucho si el Congreso de los Estados Unidos viera con

buenos ojos una misión espacial que se ha propuesto. La Administración Nacional de Aeronáutica y del Espacio (NASA) ha desarrollado planes detallados para el encuentro de un vehículo espacial con el cometa Halley en noviembre de 1985, seguido de una prolongada visita, tres años más tarde, a un cometa mucho menos conocido: Tempel 2. En un periodo de austeridad presupuestaria, la financiación de tal misión es en la actualidad incierta. Mientras tanto, los astrónomos hacen lo mejor que pueden con los instrumentos que tienen a mano.

El cometa más valioso para el estudio del núcleo cometario es el que tiene menor período orbital (3,3 años), descubierto en 1786 por Pierre Méchain, pero al que se dio el nombre del matemático y físico alemán Johann Franz Encke. En 1819, Encke estudió el movimiento del cometa y llegó a la conclusión de que éste se desviaba "alocadamente" de las predicciones basadas en la ley de gravitación de Newton. Encontró que el periodo se hacía unas dos horas y media más corto a cada revolución en torno al Sol.

En aquella época se atribuyó esta disminución a un medio resistente en el espacio. Se había incluso sugerido que el medio podía ser el "éter luminífero" que se suponía necesario para transportar las ondas luminosas a través del espacio que, por lo demás, estaba vacío. En época tan tardía como 1950, un libro elemental de astronomía afirmaba que "un cometa parece ser un enjambre de cuerpos sólidos relativamente pequeños y ampliamente separados, que se mantienen débilmente ligados por su atracción mutua". Solamente un tal "montón de gravilla voladora" encontraría resistencia en el espacio. Los cuerpos sólidos más grandes, tales como asteroides y planetas, no muestran tal efecto, ni lo haría un núcleo cometario sólido.

Hacia 1868, sin embargo, el ritmo al cual disminuía el período del Cometa Encke se había hecho más lento miste-

riosamente, y después continuó retardándose. Hoy el decrecimiento del período alcanza sólo algunos minutos por revolución. Hacia 1950 se había observado que varios otros cometas seguían un patrón de desviaciones irregulares respecto al movimiento gravitatorio puro: unos con periodos decrecientes, como el del Cometa Encke, pero otros con periodos crecientes. El cometa Halley, por ejemplo, vuelve con un retraso de unos cuatro días después de cada una de sus revoluciones en torno al Sol, de 76 años de duración.

A partir de tales observaciones desarrollé mi teoría del núcleo de los cometas semejante a una bola de nieve sucia. Imaginemos que la bola de nieve está también girando sobre su eje, de manera que tiene su día y su noche. Los puntos de su superficie alternativamente se encuentran frente al Sol u opuestos a él. El hielo superficial se evaporará (o más correctamente, se sublimará) mucho más deprisa cuando el Sol lo calienta que por la noche, cuando está sometido a la temperatura de casi el cero absoluto que reina en el negro espacio exterior. En la "mañana" de cada "día" cometario, los fríos hielos son gradualmente calentados por el Sol y alcanzan una temperatura máxima bien pasado el medio día. Los gases liberados de los hielos que se subliman generan una fuerza reactiva similar a la de un chorro que impulsa el núcleo del cometa hasta un ángulo igual y opuesto al ángulo que el empuje de la máxima sublimación forma con la recta que une el Sol con el cometa.

Si el núcleo está girando en sentido opuesto al de la revolución en torno al Sol, el empuje del chorro liberado a primeras horas de la tarde se opondrá al movimiento del cometa, con lo cual acortará ligeramente la órbita y adelantará su llegada al perihelio o punto más próximo al Sol. El sentido opuesto de rotación acelerará el cometa, lo que dilatará su órbita y retrasará su llegada al perihelio.

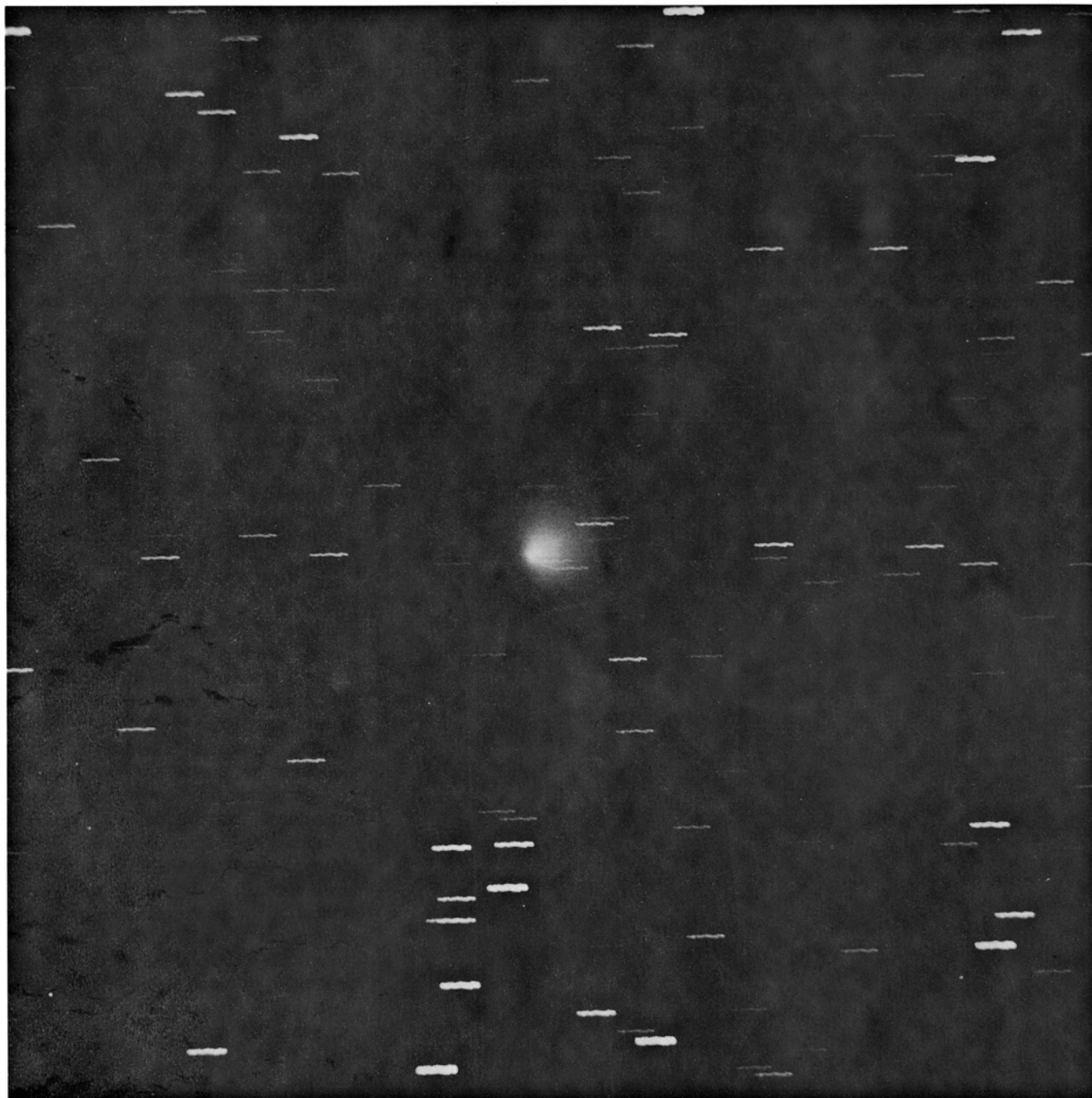
El caso de sentido inverso de rotación

debe ser pues aplicable al Cometa Encke y más o menos a la mitad de las aproximadamente tres docenas de cometas cuyas variaciones de período orbital han sido determinadas por Brian G. Marsden y Zdenek Sekanina, en el Observatorio Astrofísico Smithsonian, y por Donald K. Yeomans, del Laboratorio de Propulsión a Chorro del Instituto de Tecnología de California. Sólo hace falta que un cometa pierda una pequeña

fracción del 1 por ciento de su masa en cada revolución para explicar las variaciones de período observadas; por consiguiente, la mayor parte de los cometas pueden sobrevivir a un gran número de revoluciones en torno al Sol antes de agotar su provisión de hielos a bajísimas temperaturas.

Sin embargo, ¿cuál es la causa de que la variación del período del Cometa Encke haya sufrido en menos de 200

años una reducción tan marcada, de dos horas y media por revolución a unos pocos minutos? La explicación popular ha sido que el Cometa Encke está perdiendo masa lentamente, y la fuerza del chorro simplemente se ha ido reduciendo a lo largo del período de observación. Esta explicación es demasiado sencilla, aun cuando el Cometa Encke no brilla como quizá lo hacía 200 años atrás. (Las observaciones de brillo son



COMETA ENCKE, el de menor período de revolución alrededor del Sol (3,3 años), fotografiado el 22 de noviembre de 1937, 35 días antes del perihelio (punto de máxima proximidad del cometa al Sol). El Cometa Encke se hallaba entonces a 131 millones de kilómetros del Sol y a 43 millones de kilómetros de la Tierra. Su distancia del Sol a su paso por el perihelio es de unos 51 millones de kilómetros. Una inspección cuidadosa de tal fotografía descubre que el invisible núcleo sólido del planeta está emitiendo un chorro de gases volatilizados a un ángulo que no está en línea con

el Sol. El gas y el polvo que rodean el núcleo forman una cola que apunta directamente hacia el lado del cometa más lejano del Sol. El chorro asimétrico constituye una prueba de que el núcleo del Encke está en rotación. Aunque el Encke no es nunca un objeto espectacular, sus frecuentes apariciones lo hacen el cometa estudiado más a fondo. La fotografía fue tomada por George Van Biesbroeck con un reflector de 0,6 metros en el Observatorio Yerkes. Las trazas brillantes en el fondo son estrellas en movimiento aparente respecto al telescopio, que seguía el movimiento del cometa.

objetables.) Sin embargo, la superficie de un cometa de cierta edad podría ir acumulando material polvoriento que recubriría los hielos volátiles y así reduciría el efecto del chorro. Por otra parte, ¿por qué la variación no gravitatoria de periodo aumentó hasta un máximo hacia 1810 y decreció después?

Sekanina, mi colega en el Observatorio Astrofísico Smithsoniano, y yo mismo habíamos sospechado desde hacía tiempo que la causa real podía residir en la variación del eje de rotación del núcleo. Esto podría afectar a la geometría de las fuerzas desarrolladas por el chorro y así explicar el fenómeno. Pero, ¿cómo se iba a hallar el eje de rotación del pequeño núcleo de un cometa, enterrado en el seno de un coma brillante por la fluorescencia de los gases y la difusión de la luz solar por el polvo? Hacia aproximadamente la misma época, nuestros métodos vinieron a converger, aunque lo enfocamos desde puntos de vista enteramente distintos. Por razón de brevedad me limitaré a describir el mé-

todo de Sekanina, con aplicación directa al Cometa Encke.

El tiempo que tarda la sublimación de los hielos en el núcleo en rotación del cometa dará por resultado el que los gases y el polvo que se escapan formen un chorro asimétrico o en forma de abanico en la cara del núcleo correspondiente a algo después del mediodía. En general, el chorro apuntará en una dirección diferente de la dirección de la cola del cometa, que apunta en oposición total al Sol. El coma se alargará o se apartará de la brillante región centrada en el núcleo. Los observadores advierten frecuentemente tales asimetrías y anotan la dirección de los chorros y abanicos.

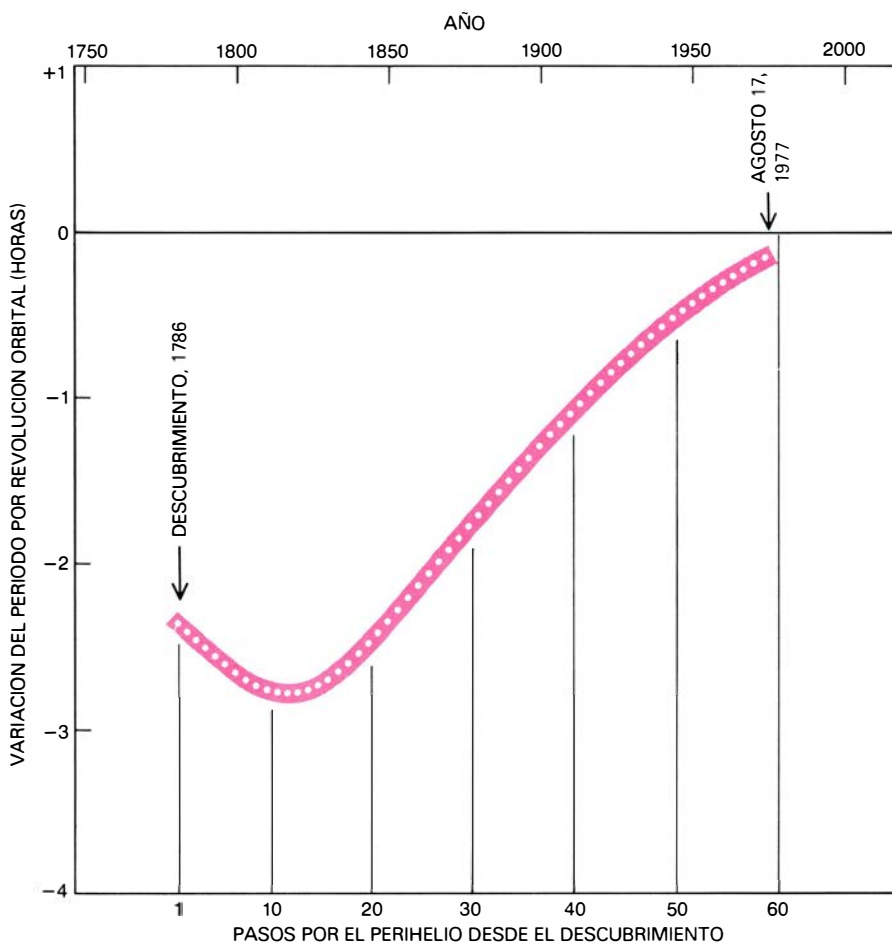
Para determinar el eje de giro del núcleo de un cometa, Sekanina preparó un complicado programa para ordenador que proporciona, para cada observación de un cometa, un listado de una tabla tridimensional. La tabla de la posición de la esfera celeste hacia la que apunta un chorro para todas las direcciones posibles del eje de rotación y todos los án-

gulos posibles del retraso de la sublimación. A partir de la tabla, Sekanina puede deducir los posibles márgenes de variación de la dirección del eje de giro y del ángulo de retraso que se adapten a cada observación. El dominio de las soluciones se reduce al comparar más observaciones.

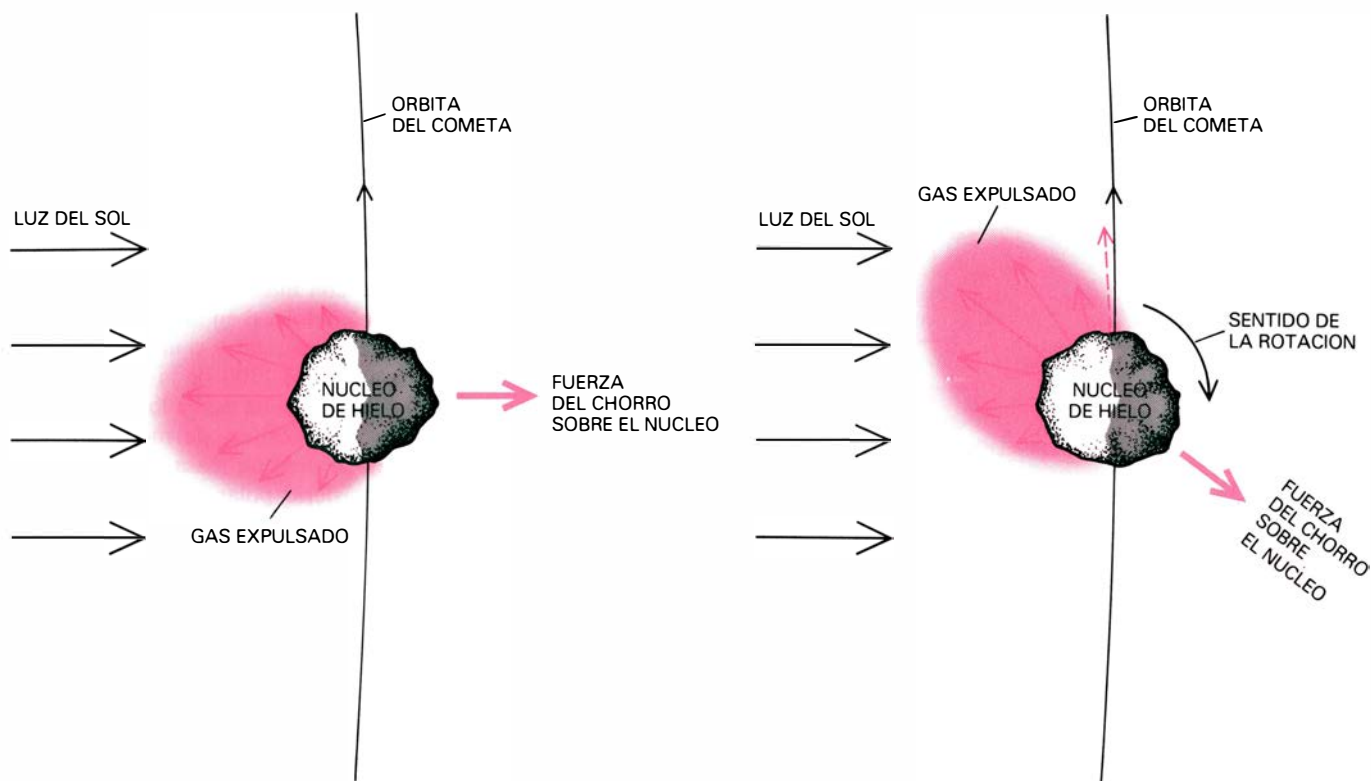
Aplicando este método a cuatro cometas de periodo corto, Sekanina descubrió que, en 1947, el eje de rotación del Cometa Encke estaba inclinado cinco grados respecto al plano de la órbita del cometa alrededor del Sol. En el perihelio, el eje de rotación formaba un ángulo de 25 grados respecto a la recta que unía el Sol y el cometa. El ángulo de retraso de la acción del chorro era de 45 grados. Claramente, la variación del periodo causada por la acción del chorro es difícil de calcular porque la fuerza del chorro cambia muchísimo tanto en magnitud como en dirección al moverse el cometa sobre su órbita. Sólo mediante una integración numérica se puede calcular la posible variación del periodo orbital. Sin los modernos ordenadores electrónicos, la tarea de la integración duraría toda una vida.

Sekanina y yo añadimos la hipótesis de que el núcleo del Cometa Encke no es una esfera sino un esferoide achatado, algo así como el pomo de una puerta. Un cuerpo casi rígido en rotación en el espacio ajustará rápidamente su eje de giro y su masa de tal manera que el esferoide gire establemente en torno a su eje más corto. En física, éste se conoce como el eje de máximo momento de inercia. La geometría indica inmediatamente que la fuerza del chorro perpendicular a la superficie rara vez pasará por el centro del núcleo. El resultado es una fuerza que tiende a inclinar el polo del núcleo en una u otra dirección. Se sabe, sin embargo, que un trompo giratorio o un giroscopio no responden a la acción gravitatoria cayendo de lado. El polo del trompo gira en una dirección situada a 90 grados del plano definido por el eje y la fuerza. De aquí que el núcleo achatado del cometa experimente una precesión como la Tierra, que se balancee por la atracción gravitatoria de la Luna y el Sol sobre su ensanchamiento ecuatorial. Para la Tierra, la precesión es extremadamente lenta, con un periodo de unos 25.000 años.

Teniendo en cuenta la geometría adecuada para nuestros programas de cálculo, Sekanina y yo elaboramos un modelo teórico de la fuerza del chorro, que para los cometas y en la proximidad del Sol crece más rápidamente que la proporcionalidad inversa al cuadrado de la distancia entre cometa y Sol. Nos



VARIACIONES EN EL PERIODO ORBITAL del Cometa Encke. Fueron descubiertas por primera vez en 1819 por Johann Franz Encke, en cuyo honor se bautizó el cometa. Encke encontró que el cometa retornaba al perihelio unas dos horas y media antes de lo debido en cada recorrido a lo largo de su órbita. Sin embargo, desde 1830 la cuantía en la cual se acorta el periodo orbital se ha ido haciendo constantemente menor; en la actualidad es sólo cuestión de unos minutos. La curva en color constituye una representación muy suavizada de las observaciones reales. Los puntos blancos marcan pasos por el perihelio. El próximo paso por el perihelio tendrá lugar el día 6 de diciembre del presente año.



EMPUJE DE LOS GASES VOLATILIZADOS, que puede alterar la órbita y con ello el período de un cometa en rotación. Si el núcleo del cometa no gira (*izquierda*), los hielos superficiales calentados por el Sol pueden generar un pequeño y constante chorro cuya fuerza empujará radialmente al cometa alejándolo del Sol. Como el empuje hacia fuera resta constantemente una pequeña cantidad a la aceleración debida a la gravedad solar, el período orbital no cambiará de una revolución a la siguiente. En principio debe ser posible decidir si existe el empuje radial del chorro: un cometa sometido a él ha de ocupar una órbita ligeramente mayor que la de un cometa en que tal fuerza no exista. En realidad, la diferencia en el tamaño de la órbita alcanzaría probablemente a menos de una parte en 10^5 y estaría

por consiguiente por debajo del límite de posibilidad de detección. Si el núcleo del cometa estuviera girando en sentido opuesto al de su movimiento alrededor del Sol (*derecha*), el empuje de los gases volatilizados alcanzaría un máximo a primeras horas de la "tarde" del "día" del cometa. La fuerza del chorro resultante hará disminuir ligeramente la energía cinética del cometa, contrayendo constantemente su órbita. Se observará así que el período del cometa disminuye algo a cada paso por el perihelio. Un cometa que girase en sentido opuesto al del de la derecha experimentaría una dilatación de su órbita y un alargamiento de su período. El acortamiento del período del Encke se ha debido básicamente a la rotación del cometa en sentido opuesto a aquél en que se mueve en su órbita alrededor del Sol.

guiamos por las muchas observaciones que demuestran que el Cometa Encke tiene una curva de luminosidad muy peculiar. En lugar de ir haciéndose gradualmente más brillante a medida que se va acercando al Sol hasta el perihelio y debilitándose después más lentamente desde el perihelio, como hacen la mayoría de los cometas, el Encke presenta su máximo brillo muy cerca del perihelio y después, casi de inmediato, se torna mucho más débil de lo que era a la misma distancia antes del perihelio.

Transcurridos 50 días del perihelio, aparece tres magnitudes, o 16 veces, más débil de lo que era 50 días antes del mismo. Las observaciones fuerzan a la conclusión de que un hemisferio polar del cometa es mucho más activo que el otro. Esta conclusión proporciona una relación numérica adicional para la fuerza del chorro, determinada por la latitud del núcleo a la cual el Sol está en el zénit a cada momento en la órbita del cometa. Cuando el Sol luce directamente sobre el polo que está aproximadamente enfrente al Sol muy poco después del perihelio, el cometa brilla casi tres veces menos que cuando el Sol luce sobre el

polo opuesto, hecho sorprendente si bien comprobado por las observaciones.

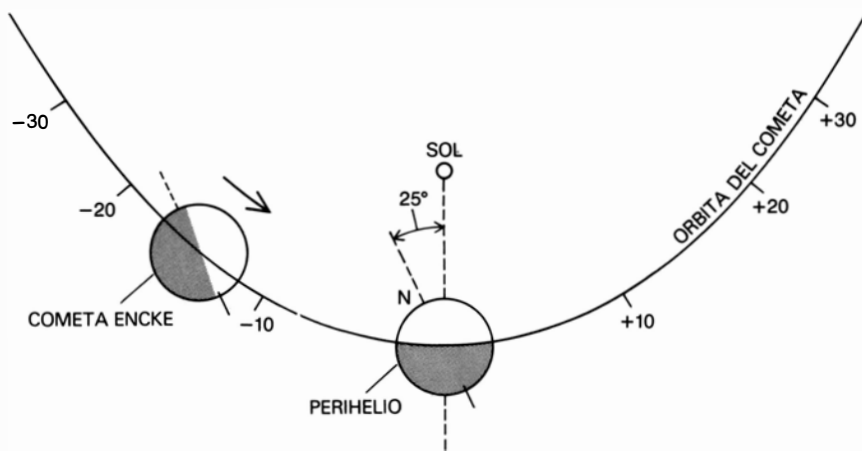
Programamos por separado dos ordenadores diferentes, trabajando con dos sistemas de coordenadas distintos para calcular la velocidad de precesión del eje de rotación y las fuerzas orbitales no gravitatorias. La fuerza del chorro variaba, en dirección y magnitud, con la posición instantánea del cometa en su órbita desde 1786 a 1977, representando 59 pasos por el perihelio. Los resultados inmediatos recompensaron nuestros esfuerzos. Mostraban que el polo debía sufrir una precesión a veces tan grande como un grado por año, lo que explicaba el extraño movimiento no gravitatorio del cometa.

Tras cierto número de iteraciones en el cálculo para ajustar el movimiento no gravitatorio determinado por Madsen y Sekanina, obtuvimos sólo pequeñas correcciones de unos cuatro grados en la dirección del eje polar y menos de un grado en el ángulo de retraso de 45 grados determinado antes por Sekanina. La solución reproduce la curva de observaciones dentro de la precisión de los

cálculos orbitales [véase la ilustración inferior de dos páginas más adelante]. Las ligeras discrepancias entre las observaciones y los puntos calculados se deben a la acción gravitatoria de Júpiter. La atracción del gigantesco planeta hace variar el plano orbital del cometa en una fracción de grado, y consecuentemente cambia la geometría de la acción del chorro.

Cuando representamos la dirección a la que apunta el eje de rotación del Cometa Encke sobre la esfera celeste, quedamos sorprendidos: en 191 años, el polo de rotación del núcleo ha experimentado una desviación de más de 100 grados sobre el cielo. Esta gran desviación explica satisfactoriamente los cambios registrados en el período orbital. El centenario problema estaba resuelto.

Faltaba una comprobación independiente de nuestra teoría. ¿Concordaría el eje de rotación calculado con las direcciones observadas de los abanicos y comas asimétricas, datos que no habíamos usado al elaborar nuestra solución? Para nuestro deleite, el acuerdo con más de 30 de tales observaciones desde 1805 hasta 1904 era completamente satisfac-



ORIENTACION DEL EJE DE ROTACION del Cometa Encke en 1947, determinada por Zdenek Sekanina del Observatorio Astrofisico Smithsonian. Basándose en las asimetrías observadas de la apariencia del Cometa Encke, Sekanina llegó a la conclusión de que el eje de rotación del núcleo estaba inclinado unos 25 grados hacia el Este de una recta que uniese el Sol con el cometa en su perihelio. El polo más próximo al Sol (Norte) estaba inclinado cinco grados debajo del plano de la órbita. En la órbita se marcan intervalos de diez días. En su perihelio en 1947, estaba a 51.017.000 km. del Sol.

torio, y el acuerdo con observaciones posteriores usadas originariamente por Sekanina mejoraba de forma considerable. El eje de rotación del Cometa Encke se ha movido con toda seguridad como indicaban los cálculos.

¿Hacia dónde se encontrará apuntando el eje de rotación del Cometa Encke en los años futuros? Nuestros cálculos muestran que, hacia 1990, el decrecimiento en el periodo de revolución del cometa cesará y el periodo em-

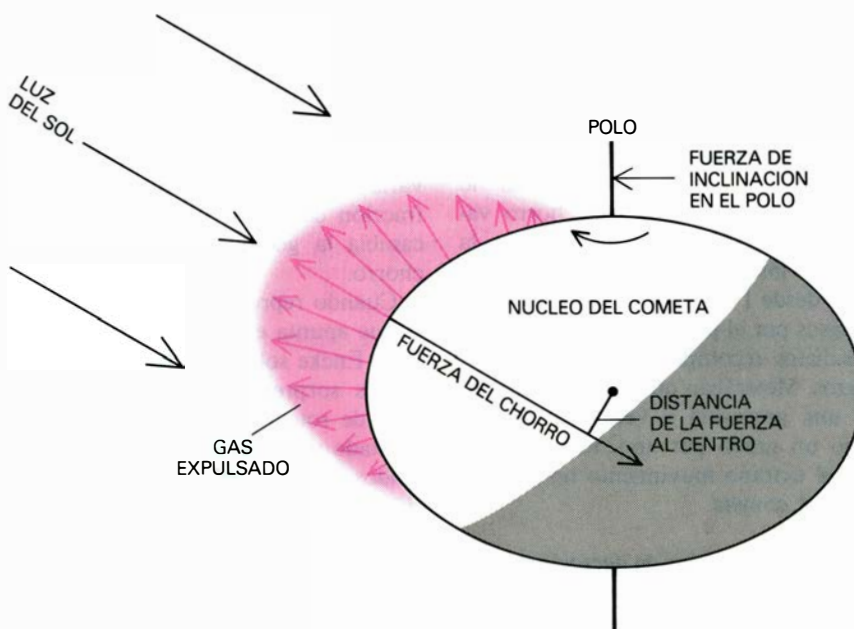
pezará a aumentar de nuevo. Si la forma del núcleo no cambia apreciablemente por la pérdida de hielos, el eje de rotación será casi perpendicular al plano de la órbita del cometa hacia el año 2200. Entonces el cometa girará sobre su eje como la Tierra: en el mismo sentido de su rotación alrededor del Sol. Tal eje de rotación, aunque completamente satisfactorio para un planeta, resulta inestable para un cometa. Como el Sol calienta principalmente las regiones ecuatoriales, el núcleo adquirirá la forma de

un huso, alargado a lo largo de su eje polar a causa de la pérdida de masa. El cuerpo del cometa volteará entonces, de modo que una predicción ulterior de la posición del eje de giro es hoy por hoy imposible.

La historia pasada del eje de giro es más interesante y determinable. De acuerdo con nuestros cálculos, el eje estuvo detenido casi en la misma posición durante quizá cientos o incluso miles de años antes del 1700 de la era cristiana. Un polo apuntaba casi a lo largo del eje mayor de la órbita, de modo que casi toda la pérdida de masa tenía lugar en ese hemisferio polar cuando el cometa se encontraba próximo al Sol. De hecho, ese es el hemisferio que hoy vemos como más activo. ¿Es el Cometa Encke más rocoso o polvoriento en una cara y más helado en la otra? Al parecer, así es. ¿Supone ello, sin embargo, una propiedad básica para la estructura del cometa? Sekanina y yo preferimos otra explicación, que no requiere tan marcada disimetría en la composición inicial del objeto.

Se sabe que los cometas expulsan considerables trozos de materia rocosa que quedan libres en órbita alrededor del Sol. Cuando tales restos cometarios penetran por azar en la atmósfera de la Tierra, aparecen como meteoros o chubascos meteoríticos. Para un cometa determinado y a una distancia dada del Sol, existe un límite para el tamaño de los trozos que el gas que escapa de los hielos puede expulsar. Un núcleo cometario tiene un diámetro de sólo uno a unas decenas de kilómetros, pero aún así ejerce una pequeña atracción gravitatoria. La presión del gas, sin embargo, también es pequeña. Sekanina y yo proponemos que algunas de las partículas cerca del límite de tamaño que son expulsadas de las regiones más activas del cometa entran en trayectorias orbitales largas y finalmente acaban por caer en el hemisferio nocturno del núcleo. Si uno de los hemisferios polares no está nunca frente al Sol excepto a grandes distancias, donde el cometa es inactivo, los restos rocosos o polvorientos recubren lentamente ese hemisferio durante cientos de revoluciones alrededor del Sol. Hacia esa época, el cambio de dirección del eje de giro habría vuelto el hemisferio inactivo hacia el Sol cerca del perihelio, y como el manto de residuos aísla del calentamiento solar los hielos subyacentes del cometa, la actividad de éste se reduce grandemente. Esta sucesión de acontecimientos podría explicar la peculiar curva de luminosidad del Cometa Encke.

Una misión espacial al Cometa En-

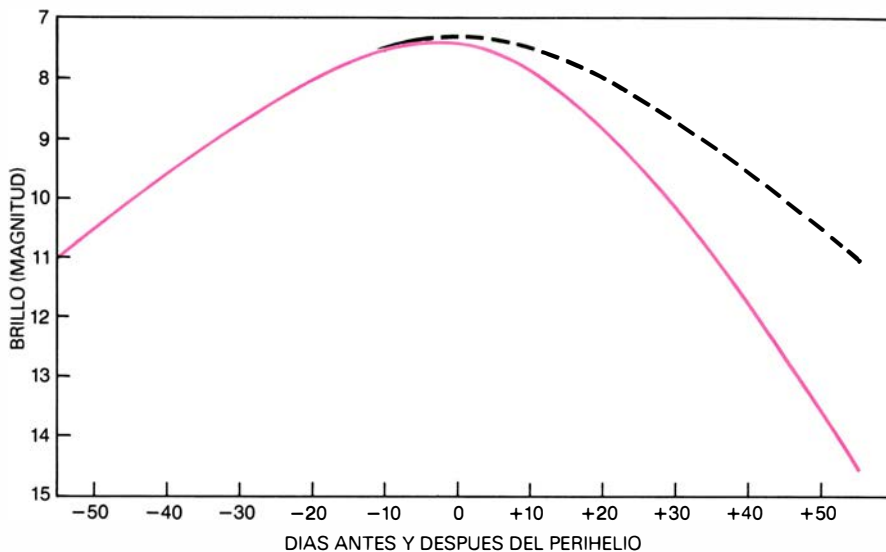


LA FUERZA QUE TIENDE a inclinar el núcleo de un cometa se produce si el núcleo es ligeramente achatado, cosa probable, en lugar de esférico. Un cuerpo rígido o casi rígido en rotación girará de un modo estable alrededor de su eje más corto. Los gases que se están volatilizandose de la superficie del cometa por el calentamiento solar, ejercerán una fuerza de reacción perpendicular a la superficie. En esta ilustración, la fuerza media pasa por debajo del centro del cometa, con lo que tiende a empujar el eje de rotación hacia la izquierda. Por el hecho de que el cometa esté en rotación, sin embargo, el movimiento verdadero del polo lo separa noventa grados del plano definido por la fuerza y el eje de rotación. En este caso particular, el movimiento tiene lugar hacia dentro del plano de la página.

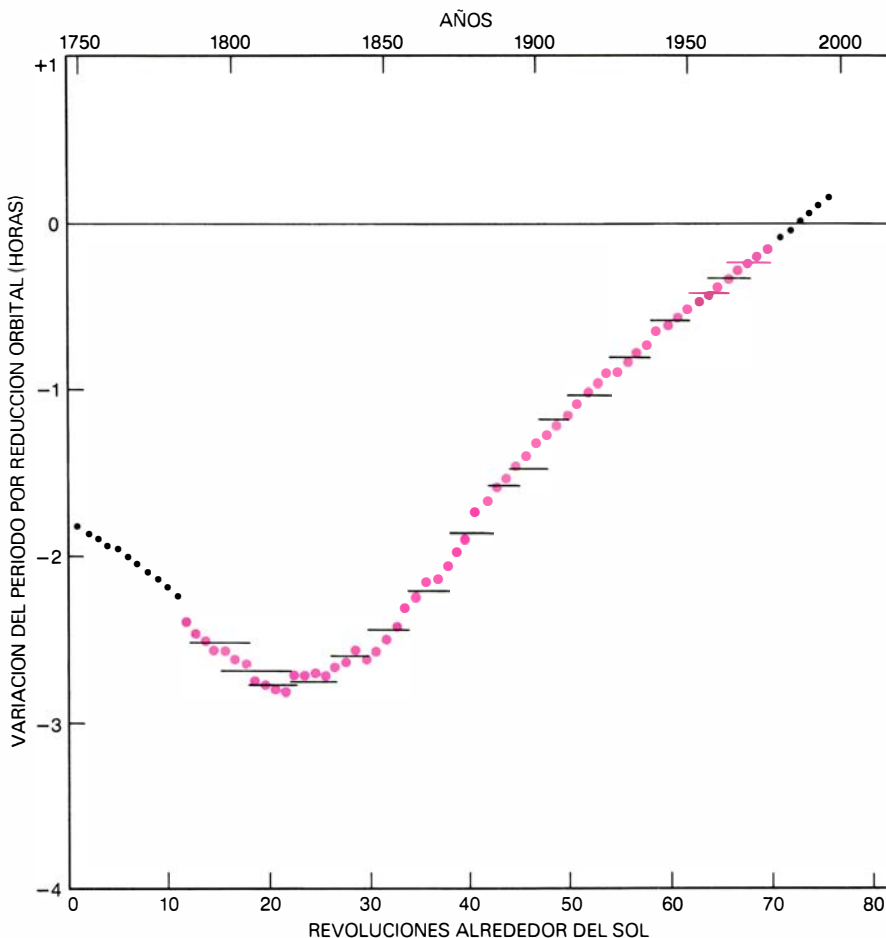
cke podría comprobar esta sugerencia acerca del carácter del núcleo del cometa. En otro caso, los astrónomos de los próximos siglos podrían observar que el manto rocoso había finalmente sido expulsado del hemisferio oscuro, o quizá determinar que el núcleo es realmente asimétrico con respecto al hielo y al material rocoso. La respuesta a esta pregunta es importante para reconstruir la evolución de los cometas y de la totalidad del sistema solar. ¿Tienen los cometas mayores un núcleo rocoso? ¿Es que algunos de ellos acaban por perder su recubrimiento de hielo y suministran pequeños asteroides al sistema solar interno?

Todas las indicaciones de la moderna astronomía apoyan la idea de que las estrellas como el Sol y sus sistemas planetarios (si hay algún otro) se originan a partir de la condensación de nubes de gas y polvo interestelares. La materia está extremadamente fría, sólo unos pocos grados por encima del cero absoluto, hasta que se calienta como efecto del colapso en la región donde se está formando la estrella. Si los cometas carecen de núcleo rocoso, deben haberse formado en el borde de la primitiva nebulosa, donde el gas y el polvo nunca llegaron a calentarse. Pero si poseen núcleo rocoso, la temperatura debió ascender lo suficiente para sublimar los hielos, de modo que el polvo del cometa pudiera aglomerarse y formar un núcleo rocoso. Entonces la temperatura habría tenido que descender para que el núcleo pudiera formar su recubrimiento de hielo, encerrando todavía considerable cantidad de polvo.

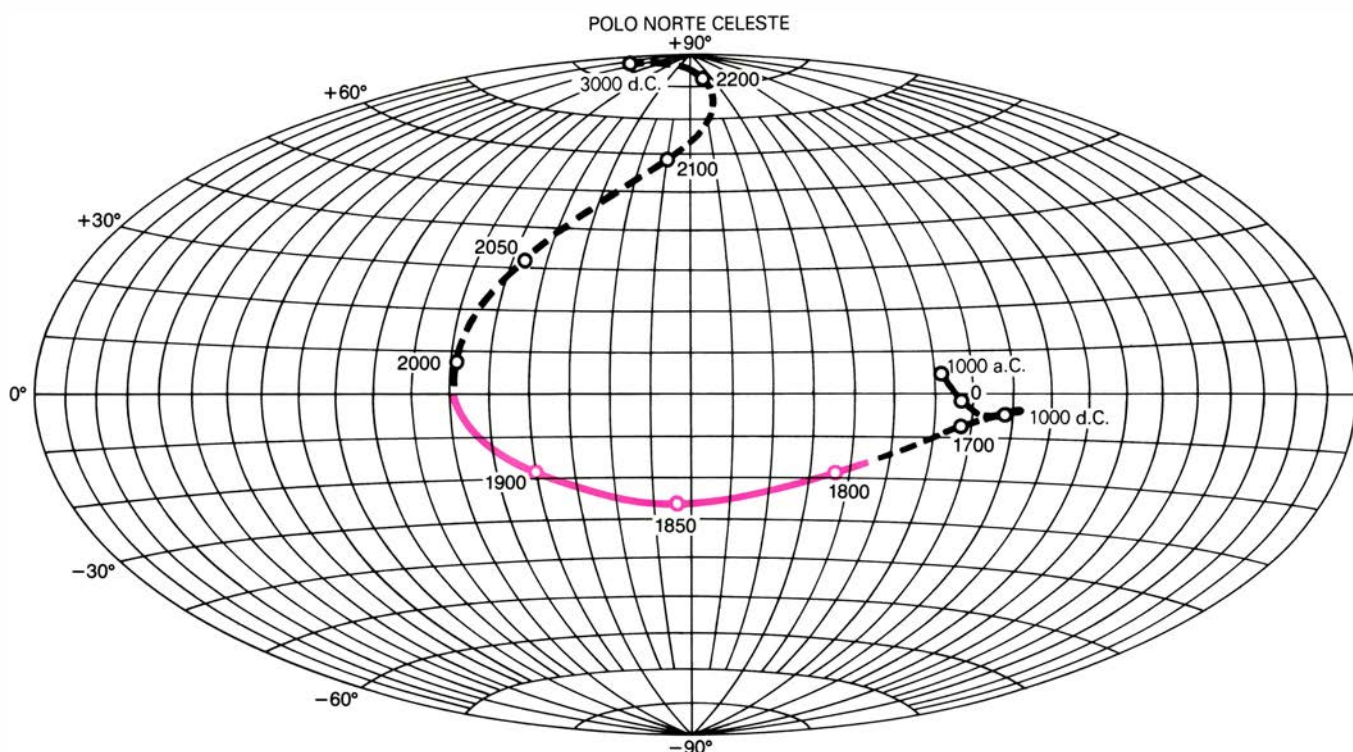
Nuestros cálculos proporcionan otro nuevo hecho acerca del núcleo del Cometa Encke: la relación de la velocidad de precesión del eje de giro al movimiento total no gravitatorio en la órbita. Claramente, la velocidad de precesión debería aumentar con el grado de aplastamiento del núcleo. Además, cuanto más rápidamente gire el núcleo sobre sí mismo, tanto más lenta debe ser la velocidad de precesión. Resulta que la relación decrece con el diámetro del núcleo, pero es independiente de la densidad. Por tanto, nuestra nueva relación viene a ser casi directamente proporcional al grado de aplastamiento del núcleo multiplicado por el periodo de rotación y dividido por el diámetro del núcleo. Si pudiéramos determinar dos de las tres magnitudes (aplastamiento, periodo de rotación y diámetro), la tercera también quedaría determinada. Sin embargo, no hay esperanza de observar el aplastamiento sin una misión espacial al co-



CURVA DE LUMINOSIDAD del Cometa Encke (en color). En ella se aprecia una asimetría peculiar. Después del perihelio, la luminosidad del cometa se atenúa mucho más rápidamente de lo que había crecido antes del perihelio. La curva, reducida a una distancia media de la Tierra, se basa en las observaciones de 11 pasos por el perihelio entre 1937 y 1974. La curva negra de trazos discretos representa la luminosidad que debería observarse después del perihelio si su desvanecimiento fuese simétrico al aumento de brillo. Una magnitud es igual a un factor de 2,51 en luminosidad (ordenadas).



VARIACIONES EN EL PERIODO DEL COMETA ENCKE. Tales modificaciones pueden atribuirse a pequeños cambios acumulativos de la energía cinética del cometa producidos por la volatilización de los gases desde su superficie. La magnitud y dirección de las fuerzas del chorro que actúan sobre el cometa varían enormemente con la distancia del cometa al Sol y con la precesión del eje de rotación del cometa. El autor y Sekanina elaboraron por separado programas de cálculo para integrar por ordenador el efecto de las fuerzas de chorro que han estado actuando sobre el Cometa Encke desde 1786 hasta 1977. Los puntos en color son los cambios calculados en el periodo del cometa para cada revolución. Los puntos en negro son extrapolaciones. Las barras negras simbolizan las variaciones reales del periodo del cometa promediadas para cuatro o cinco apariciones en cada barra. Brian G. Madsen, del Observatorio Astrofísico Smithsonian, ayudó al profesor Zdenek Sekanina en sus cálculos.



MOVIMIENTO POLAR del eje de rotación del Encke. Muestra amplias variaciones cuando se transcribe sobre la esfera celeste. La curva continua,

basada en observaciones y cálculos por ordenador, designa la dirección del eje de rotación de 1786 a 1977. Las curvas de trazos son extrapolaciones.

meta; no hay, pues, otra opción que tratar de medir o estimar las otras dos magnitudes. Consideremos primero el diámetro.

El Cometa Encke nunca se ha acercado a la Tierra lo suficiente para que los astrónomos pudieran ver su núcleo, por lo que no se dispone de medición directa del diámetro de éste. Si se conociera bien el grado de reflectividad del núcleo para la luz solar, podría calcu-

larse fácilmente el diámetro a partir de su brillo cuando está a gran distancia del Sol y es por tanto inactivo. Por desgracia, la reflectividad no se conoce. Si el núcleo es un buen reflector, como la nieve limpia, su diámetro es aproximadamente de un kilómetro. Si es un reflector deficiente, como la Luna, su diámetro podría ser de cuatro a seis kilómetros, e incluso más.

Afortunadamente, se puede estimar el

diámetro enfocando la cuestión de otra manera: acotando la velocidad a la cual está perdiendo masa el cometa. Conociendo la velocidad de expulsión y las aceleraciones que en consecuencia se producen, puede calcularse la masa total. En 1973, dos investigadores franceses, J. L. Bertaux y Jacques E. Blamont, estimaron la masa que está perdiendo el Cometa Encke con la ayuda de instrumentos en un satélite, los cuales median



EN EL COMA, O ENVOLTURA DIFUSA DE UN COMETA, se observan a veces halos concéntricos. Se producen, evidentemente, cuando el núcleo en rotación del cometa presenta una superficie particularmente activa al Sol. El gas expulsado de la región activa forma halos a intervalos que coinciden con el día cometario. Quizá los halos más notables fueron los del



Cometa Donati. Las dos composiciones recogidas aquí se basan en observaciones visuales sucesivas realizadas por G. P. Bond, del Harvard College Observatory en el año del descubrimiento del cometa, 1858. El espaciado de los halos indica que el cometa estaba girando una vez cada 4,6 horas. Los halos se produjeron con la precisión de un reloj durante tres semanas.

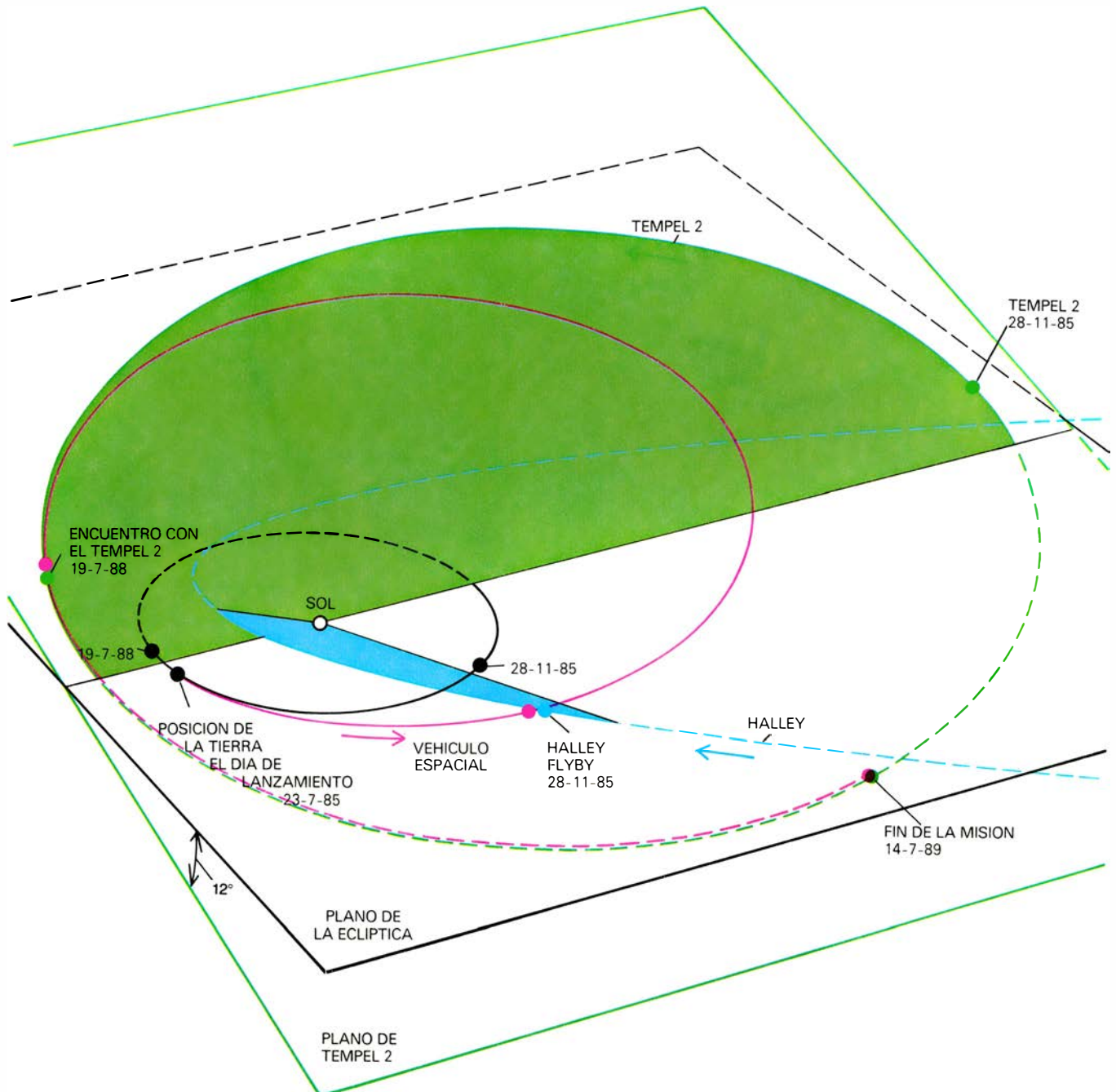
la radiación ultravioleta emitida por los átomos del hidrógeno que eran expulsados del cometa. Si se supone que todo el hidrógeno procede de moléculas de agua disociadas por la luz solar, se puede llegar a un límite inferior para la masa total perdida por el cometa en cada revolución alrededor del Sol. Vale 6.5×10^8 kilogramos, o 650.000 toneladas.

El valor mínimo razonable para la

densidad del núcleo de un cometa es de un gramo por centímetro cúbico, la densidad del agua. Se puede entonces usar la velocidad conocida del efecto del chorro para calcular que el diámetro del Cometa Encke es superior a 1.2 kilómetros. De manera semejante, se pueden usar las estimas de la pérdida de polvo realizadas por Sekanina y Hans E. Shuster para calcular que el diámetro es pro-

bablemente inferior a 2.6 kilómetros. De aquí que la mejor estima que podemos realizar en el momento presente del diámetro del núcleo del Cometa Encke es de dos kilómetros. Si tal cifra se acerca a la realidad, el núcleo refleja alrededor de un 25 por ciento de la luz solar incidente y es de un color gris sucio, más o menos lo que cabría esperarse.

La pérdida de, digamos, dos millones



MISION ESPACIAL A DOS COMETAS que se intentará en el próximo futuro si el Congreso de los Estados Unidos aprueba una propuesta presentada por la Administración Nacional de Aeronáutica y del Espacio (NASA). La clave de la misión es un sistema avanzado de propulsión en el que la electricidad generada por pilas solares accionará un conjunto de motores-cohete iónicos. Después que el vehículo espacial haya sido situado en órbita terrestre por la lanzadera espacial e impulsado hasta la velocidad de escape por un cohete de combustible sólido, los cohetes iónicos tomarán el relevo y proporcionarán un empuje continuo durante el resto de la misión, que durará tres años. Si se aprueba el proyecto, el vehículo espacial se lanzará en julio de 1985. Cuatro meses más tarde, cuando el vehículo pase entre el Sol

y el Cometa Halley, dejará caer una sonda apuntada directamente al núcleo del cometa. El vehículo espacial continuará su rumbo y se encontrará con el Cometa Tempel 2, en julio de 1988, observando al cometa a una distancia de menos de 2.000 kilómetros cuando éste pase por el perihelio. Una vez que el cometa haya avanzado lo suficiente a lo largo de su órbita y se haya establecido en él un régimen de tranquilidad, el vehículo espacial se acercará a una distancia suficientemente próxima para ser capturado por él, y orbitará en torno a su núcleo a una distancia de 10 kilómetros. Un año después se intentará posar el vehículo en el cometa. Esta ilustración de la misión se preparó con la ayuda de Rolf C. Hastrup, adscrito al Laboratorio de Propulsión a Chorro del Instituto de Tecnología de California.

de toneladas de hielo por revolución corresponde a una pérdida de masa de una parte en 2000, o una pérdida de radio medio de sólo 16 centímetros por revolución, o, integrada según la variación de brillo del Cometa Encke a lo largo de las 95 revoluciones desde que se descubrió el cometa en 1786, de 13 metros. La forma del núcleo cambiaría muy poco en ese tiempo, aunque tal vez se ha aplastado un poco como consecuencia de la diferente velocidad de pérdida de masa en sus dos hemisferios. Una pérdida de masa mucho menor que una parte en 1000 por período es todo cuanto se necesita para mantener la actividad observada del Cometa Encke, su movimiento no gravitatorio y la variación de su eje de giro.

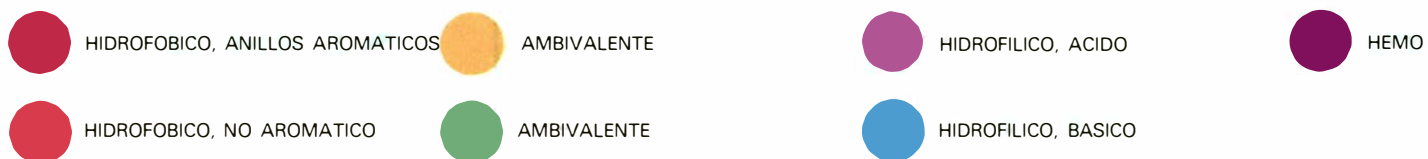
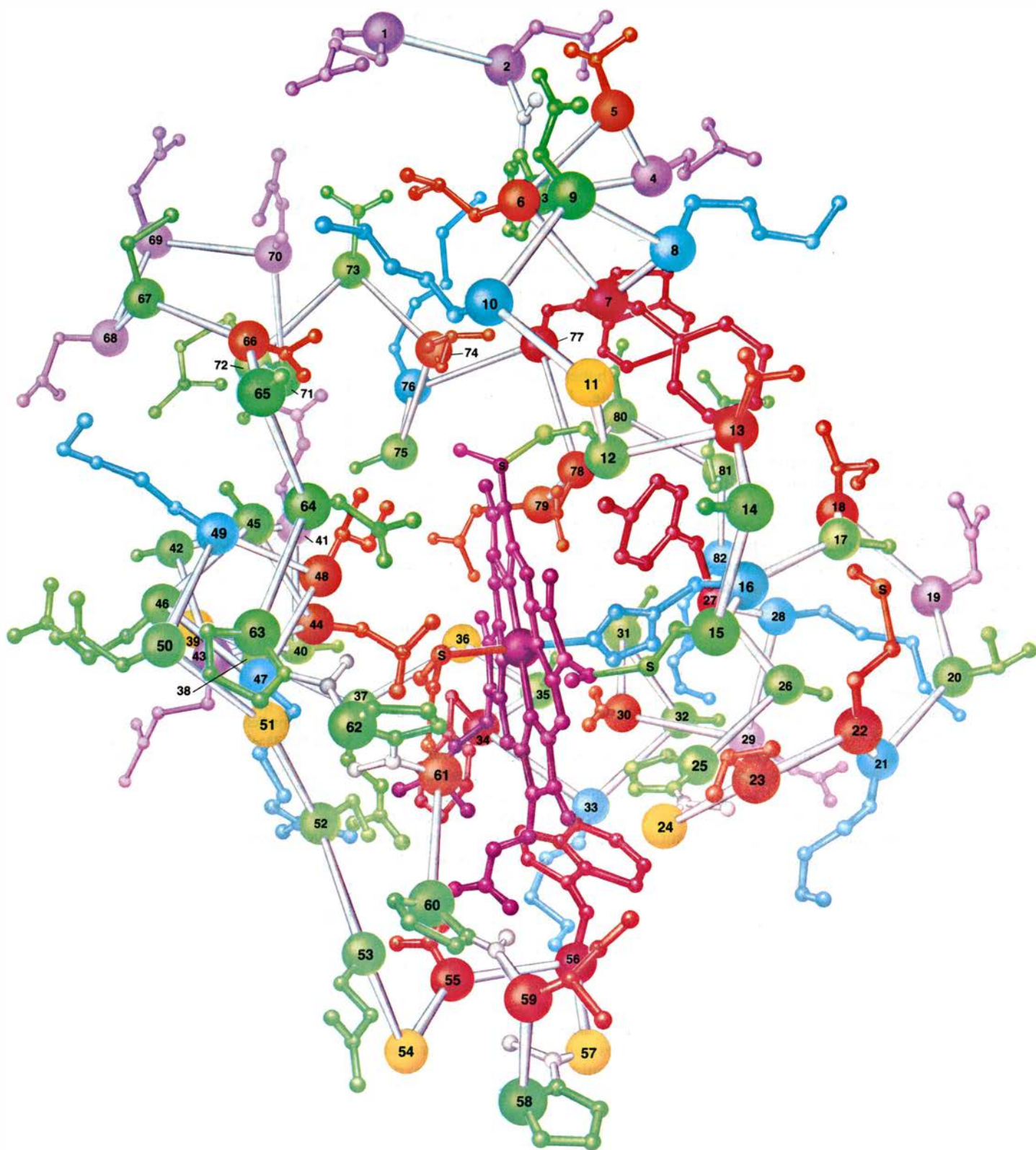
Sekanina y yo hemos tratado de determinar el período de rotación del Cometa Encke por un método que ideé hace tres años. Muchos cometas, Encke incluido, desarrollan zonas en su superficie que expulsan gas activamente cuando la rotación del cometa las expone al Sol. De la expulsión periódica de gas resulta una serie de halos concéntricos o casi concéntricos, algunos de los cuales pueden medirse en imágenes fotográficas del coma. El Cometa Donati, el gran cometa de 1858, constituye el ejemplo más conspicuo. A partir de medidas del diámetro de tales halos y del conocimiento de la velocidad de dilatación en función de su distancia al Sol, podemos calcular las "fechas cero": el momento en que las áreas que expulsan gas se vuelven hacia el Sol y se tornan activas. Las fechas cero deberían estar separadas por múltiplos del período de rotación. El Cometa Donati funcionó como un reloj con un período de 4.6 horas durante tres semanas. Sin embargo, generalmente las observaciones están tan dispersas y son tan escasas que las incertidumbres en las fechas cero se hacen muy grandes; ocurre así que hay varias soluciones para el período que concuerdan con las observaciones. De las cuatro apariciones del Cometa Encke en el siglo XIX y cinco en este siglo, encontramos un valor probable de 6 horas y media para el período de rotación del núcleo del cometa. Consideramos éste como un resultado indicativo, pero no definitivo. Hay también algunas indicaciones del acortamiento del período, posiblemente de 20 a 40 minutos por siglo.

Con un período de seis horas y media y un diámetro de dos kilómetros, el aplastamiento requerido del núcleo del Cometa Encke es solamente de 0.03. Esta cifra significa que el diámetro del núcleo correspondiente al eje de rotación ha de ser sólo 60 metros más corto

que el diámetro en el Ecuador para dar lugar a la variación del eje de giro observada. En realidad el núcleo está probablemente cubierto de hondonadas, cráteres, montículos y mesetas; por tanto, la explicación de lo anterior se ciñe a la tendencia sistemática en un cuerpo muy rugoso que resulta ser esférico con error menor que un tres por ciento.

El lector puede preguntarse: si los cometas no son más que pequeñas bolas de nieve sucia, ¿qué ventaja sacamos de su estudio en relación con la investigación de los otros cuerpos astronómicos? La respuesta es inmediata. Los cometas representan, sin lugar a dudas, los cuerpos más primitivos que quedaron tras la formación del Sol y los planetas. La materia interestelar que formó los cometas puede no haberse calentado nunca apreciablemente. Los cometas, o cuerpos como ellos, constituían el material con el que se originaron los grandes planetas exteriores Urano y Neptuno. Cabe, pues, esperar que el estudio de los cometas resuelva algunos de los interrogantes sobre la formación de la Tierra y el resto del sistema solar.

Otra razón para estudiar los cometas es el presumible papel que desempeñaron en hacer la vida posible sobre la Tierra. Admito que la conjetura está sujeta a controversia. Sin embargo, hay claras indicaciones de que, cuando la Tierra era joven, estaba demasiado caliente para retener la atmósfera primitiva proporcionada en la condensación de la nebulosa que dio lugar al Sol y los planetas. Los geólogos han argumentado que el desprendimiento de gases de sustancias volátiles del interior de la Tierra fue suficiente para suministrar una segunda atmósfera cuando la Tierra se enfrió. Por otra parte, se sabe que la Tierra, como los otros planetas interiores y la Luna terrestre, fue bombardeada durante los primeros quinientos millones de años de su existencia por un enorme número de cuerpos más pequeños, incluyendo muchos cuya composición debe haber sido parecida a la de los cometas. Los cometas pudieron por tanto haber suministrado una fracción no despreciable del agua, nitrógeno, oxígeno y carbono a partir de los que se desarrolló la vida en la Tierra. Además, se cree que el polvo interestelar y los cometas contienen una variedad de compuestos orgánicos que podrían proporcionar un buen punto de partida hacia la evolución de los organismos vivos. Fred Hoyle ha especulado que la vida misma se desarrolló en "pequeños charcos calientes" en los cometas. No es preciso ir tan lejos para recabar el dinero que financie una misión espacial y examinar los cometas desde cerca.



El citocromo *c* y la evolución del metabolismo energético

La historia de esta antigua familia de proteínas transportadoras de electrones sugiere que nuestros antepasados metabólicos pudieron haber sido bacterias fotosintéticas para las que la respiración fue sólo un mecanismo de reserva

Richard E. Dickerson

Todos hemos dejado volar alguna vez nuestra fantasía hacia atrás en el tiempo, hasta llegar incluso a imaginar cómo fue la vida primitiva en la Tierra y cómo empezó todo. El impulso que mueve a la especie humana a buscar el origen de las cosas es casi irresistible y ha encontrado salidas en la religión, en la historia y, más recientemente, en la ciencia. Uno de los grandes atractivos de la teoría de la evolución de Charles Darwin fue el de suministrar un marco racional para pensar sobre las pruebas existentes en relación con la historia de la vida en la Tierra. Hay dos tipos de pruebas clásicas sobre la evolución: la información que facilitan los seres vivos que existen hoy día y la más fragmentaria sobre la vida pasada que puede leerse en los documentos fósiles. En este artículo, daré a conocer los recientes esfuerzos para ampliar el cuadro sobre la base de las pruebas moleculares: el plegamiento tridimensional y las secuencias de aminoácidos de las proteínas.

La propia historia fósil puede extenderse en retrospectiva, con razonable confianza, hasta los comienzos del Cámbrico, hace 600 millones de años, un intervalo marcado por la irradiación explosiva de los metazoos (organismos pluricelulares), que dejaron restos fósiles fácilmente discernibles. El registro fósil precámbrico, aunque más difícil de seguir, resulta también informativo.

Existen fósiles de algunos metazoos de cuerpo blando que se remontan hasta 800 o 1000 millones de años, y de organismos unicelulares que pudieron ser eucariotas (es decir, con el ADN organizado dentro del núcleo) de hace 1400 millones de años. Los vestigios de procariontes (bacterias) se remontan a 3400 millones de años.

Los vertebrados fósiles han dejado muchos rastros susceptibles de comparación de los que puede deducirse la historia evolutiva; además de estructuras óseas: dientes, marcas de la piel o el pelo, contenidos estomacales y heces fosilizados, e incluso huellas. En contraste, las bacterias fósiles no han dejado, casi nunca, más que la traza nebulosa de una membrana celular en secciones microscópicamente delgadas de roca. Esto dificulta mucho la tarea del biólogo evolucionista. Si las formas de vida eucarióticas se distinguen por su anatomía, las bacterias se distinguen por su metabolismo, y las rutas metabólicas dejan pocos fósiles. Se puede inferir de los depósitos de sulfatos, hierro o carbonatos que en tiempos remotos existieron formas de vida que dieron lugar a dichos productos, pero esto no dice casi nada sobre las propias formas de vida ni sobre sus interrelaciones.

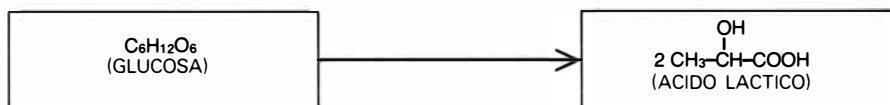
Sin embargo, la situación no es tan sombría como podría deducirse de lo anteriormente expuesto. Durante los últimos 15 años, un cuerpo enteramente

nuevo de doctrina evolutiva ha surgido de los estudios realizados a nivel molecular: análisis de la estructura tridimensional de las proteínas y de su secuencia de aminoácidos (y más recientemente de la secuencia de nucleótidos del ADN). Los organismos que tienen el mismo metabolismo poseen los mismos enzimas, y aunque, en los distintos organismos, dichos enzimas funcionan de la misma manera y poseen estructuras tridimensionales muy similares, pueden diferir en ciertos detalles en la secuencia de las subunidades de aminoácidos de la cadena proteínica, al menos en las partes menos críticas de la molécula. Estas diferencias en la secuencia permiten construir un diagrama de "pedigree" molecular, ya que cuanto más remotamente ocurriera la separación de los antepasados de dos organismos hoy vivientes, tantos más cambios se habrán acumulado en las secuencias de aminoácidos de sus proteínas. El árbol filogenético que se ha construido para los animales comparando las secuencias de cualquier proteína investigada en detalle es esencialmente el mismo que se obtuvo durante el siglo pasado basándose en métodos más tradicionales. Esto confirma la validez de la utilización de los datos moleculares para el estudio de la evolución. Ahora que el método ha sido comprobado, demostrándose que es válido en principio, puede aplicarse con prudencia hacia atrás hasta la era de las bacterias, donde han fracasado los métodos tradicionales.

LA MOLECULA DEL CITOCROMO c_{551} de la bacteria respiratoria *Pseudomonas aeruginosa*. Tiene un grupo hemo (portador de hierro) en forma de roseta, envuelto en una cadena de proteína constituida por 82 aminoácidos. En la figura, tanto los átomos de carbono alfa (numerados) de la cadena principal de proteína, como las cadenas laterales que salen de ellos, se presentan coloreados (véase clave) para destacar la manera en que el grupo hemo se encuentra en su mayor parte sepultado en el interior hidrofóbico (repelente del agua) de la molécula, con sólo un canto expuesto en una hendidura, cara al observador; las cadenas laterales más hidrofílicas se disponen hacia el exterior de la molécula, expuestas al ambiente acuoso. La cadena principal proteica se ha dibujado de modo simplificado, representándose las uniones amídicas (-CO-NH-) entre los átomos de carbono alfa por enlaces en forma de varilla (blanco). Se han omitido los átomos de hidrógeno que se unen a la mayoría de los átomos de carbono.

Uno de los problemas más interesantes en relación con el desarrollo de la vida en nuestro planeta es el de comprender de qué modo los organismos han obtenido, almacenado y consumido la energía. Una célula viva, como la Reina Roja de Lewis Carroll, ha de co-

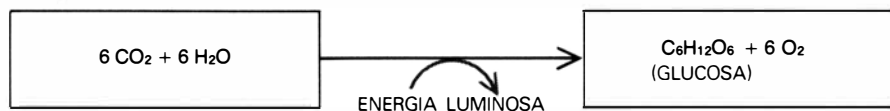
GLICOSIS



RESPIRACION



FOTOSINTESIS



LOS TRES MECANISMOS FUNDAMENTALES de extracción y almacenamiento de energía son glicolisis, respiración y fotosíntesis. La glicolisis consiste en una reorganización molecular con cambios pequeños del estado de oxidación y libera alguna energía. En la respiración se oxidan los compuestos de carbono y se produce mucha energía. En la fotosíntesis se capta y almacena energía al reducirse el CO_2 .

rrer a máxima velocidad para permanecer en el mismo sitio, e inevitablemente muere sin un aporte continuo de energía, ya sea de una fuente externa o de sus propias reservas. Las primeras formas vivas fueron presumiblemente consumidoras de compuestos ricos en energía libre, que se habían formado por medios no biológicos. Para mantenerse, descomponían estos compuestos en moléculas de menor contenido energético, que excretaban al medio como productos de desecho, consumiendo la energía liberada. Este proceso, conocido como fermentación, continúa siendo todavía utilizado como fuente de energía por las bacterias anaeróbicas, tales como el *Clostridium*; la glicolisis, o fermentación de la glucosa, es el primer paso en la maquinaria humana extractora de energía. A continuación vino probablemente la fotosíntesis, es decir, la captación de la energía solar para la fabricación de moléculas con alto contenido de energía libre y para el almacenamiento de energía para usos posteriores. Siguió después, para algunas bacterias pero no para todas, la respiración, que hizo posible la extracción de la máxima cantidad de energía contenida en las moléculas a base de combinarlas con un oxidante, tal como el sulfato, el nitrato o el oxígeno molecular (O_2), más que de demolerlas en trozos más pequeños.

La glicolisis y la respiración constituyen la herencia universal de todos los eucariotas actuales: protistas unicelulares, plantas, animales y hongos. Entre los eucariotas, la fotosíntesis es compartida sólo por las algas y plantas verdes. Para examinar el proceso de ensayo y error por el que estas rutas metabólicas evolucionaron al principio hay que re-

tornar a una era anterior y a los procariontes: las bacterias. La comparación de la estructura de una proteína única, el citocromo *c*, tal como aparece en una serie de bacterias, puede, como el hilo de Ariadna, conducir al biólogo por el laberinto de la evolución bacteriana y permitirle reconstruir la historia concerniente a la maquinaria de almacenamiento y utilización de la energía.

El almacenamiento de energía durante la fotosíntesis implica la reducción del dióxido de carbono por adición de átomos de hidrógeno (o de un número igual de protones y electrones) y remoción de algún oxígeno. La respiración, en cambio, consiste en la oxidación de la glucosa u otra molécula orgánica, cuyos hidrógenos (o protones más electrones) son removidos y transferidos a un oxidante, tal como el oxígeno molecular (O_2). En uno y otro caso, trátese de reducción u oxidación, los electrones han de fluir, siendo necesaria la actuación de proteínas para aceptar los electrones y pasarlos a lo largo de la cadena. Una de las proteínas de este tipo mejor estudiadas es el citocromo *c*, que se encuentra casi dondequiera que se transfieren electrones en la fotosíntesis o en la respiración.

Cuando, en 1972, yo escribí en *Scientific American* sobre la evolución del citocromo *c*, los estudios sobre la estructura molecular de esta proteína se limitaban todavía a los eucariotas. Ahora, estas investigaciones se han extendido hacia atrás en el tiempo hasta hace unos 2000 millones de años. Las investigaciones realizadas en mi laboratorio en el Instituto de Tecnología de California y en otros dos laboratorios

han establecido la estructura tridimensional de cuatro citocromos *c* de bacterias por cristalografía de rayos X, y un quinto estudio está en marcha. Las secuencias de aminoácidos de casi 40 citocromos bacterianos han sido determinadas por Richard P. Ambler, de la Universidad de Edimburgo, Martin D. Kamen, de la Universidad de California en San Diego, y por otros. A partir de estas estructuras y secuencias, y de lo que se ha avanzado en el campo del metabolismo bacteriano comparado, es posible reconstruir un cuadro coherente de la evolución de la fotosíntesis, primero, y de la respiración, después.

El citocromo *c* del tipo considerado en este artículo es una hemoproteína cuyo grupo hemo, portador de hierro, se encuentra casi completamente envuelto por una cadena polipeptídica de 82 a 134 aminoácidos. Tiene por misión transferir electrones cerca del extremo de baja energía libre de la cadena de transporte de la fotosíntesis y la respiración. En la cadena respiratoria de los eucariotas, el citocromo *c* acepta electrones del complejo citocromo reductasa —que contiene varios otros citocromos, proteínas sulfopépticas y lípidos— y los cede al complejo citocromo oxidasa, que, finalmente, los transfiere (junto con protones de la solución) al oxígeno, que se reduce a agua. La fuente original de poder reductor que alimenta a la cadena respiratoria eucariótica es la nicotinamida-adenin-dinucleótido reducido (NADH), que se produce en la glicolisis y el ciclo del ácido cítrico, la ruta final común para la oxidación de las moléculas combustibles. La reacción global de la cadena respiratoria es $\text{NADH} + \text{H}^+ + 1/2 \text{ O}_2 \longrightarrow \text{NAD}^+ + \text{H}_2\text{O}$. Parte de las 53 kilocalorías de energía liberada en la reacción de oxidación de un mol de NADH se utiliza en tres pasos de la cadena para la síntesis de moléculas de adenosin-trifosfato (ATP) a partir de adenosin-difosfato y fosfato inorgánico. El almacenamiento de energía libre en el ATP es realmente el objetivo de toda la cadena respiratoria: la energía liberada en la demolición de las moléculas alimenticias pasa primero al NADH y después al ATP, en tanto que el NAD^+ recicla para captar más energía libre.

Muchas bacterias presentan cadenas respiratorias similares. Algunas bacterias que prefieren oxígeno pueden utilizar nitrato si se ven obligadas a ello: el cambio consiste únicamente en el complejo citocromo oxidasa terminal. Otras, en fin, tales como el *Desulfovibrio*, llevan a cabo una respiración anaeróbica en la que el oxidante es el sulfato, y el producto de desecho, el sulfuro de hidrógeno (SH_2), en lugar del agua. Los

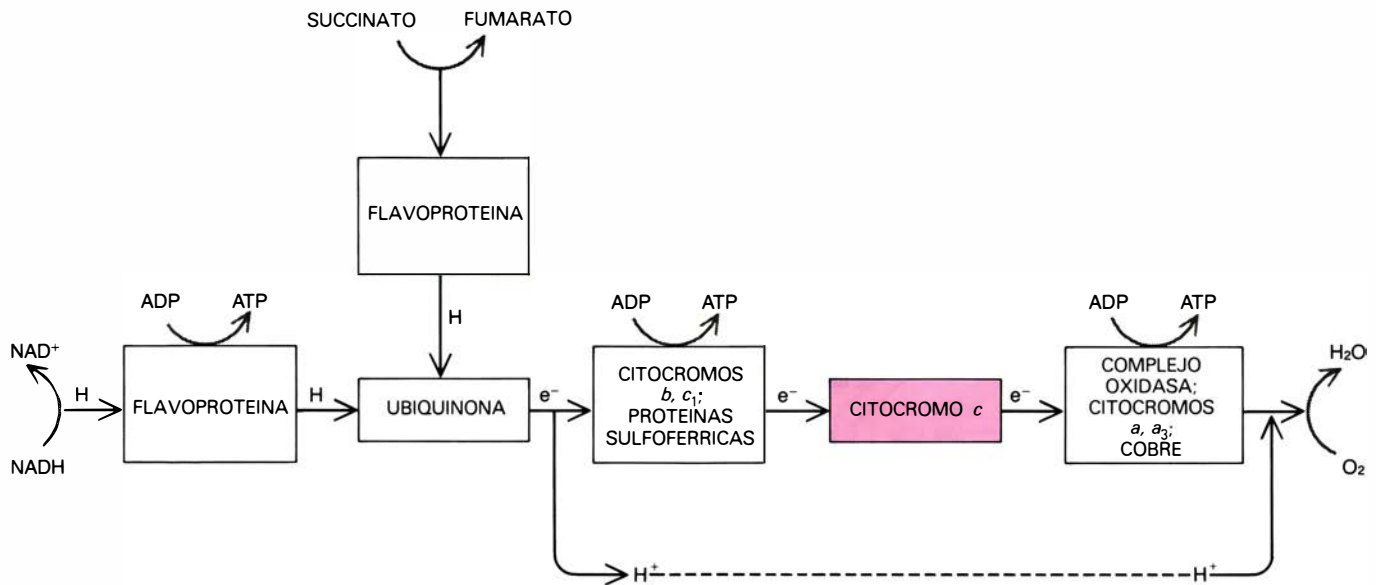
citocromos *c* están presentes en todos estos tipos respiratorios.

Los citocromos *c* se encuentran también en posiciones análogas en las cadenas de transporte de electrones de la fotosíntesis. La fotosíntesis de dos fotocentros, que lisa el agua, típica de las plantas verdes y de las algas eucarióticas, se presenta sólo, entre los procario-

tas, en las cianobacterias. Todas las demás bacterias fotosintéticas tienen un solo fotocentro y son incapaces de utilizar agua como fuente de hidrógeno para reducir el dióxido de carbono, por lo que han de depender de compuestos de azufre reducido, hidrógeno gaseoso o moléculas orgánicas. Todos estos organismos, sin embargo, poseen cadenas de

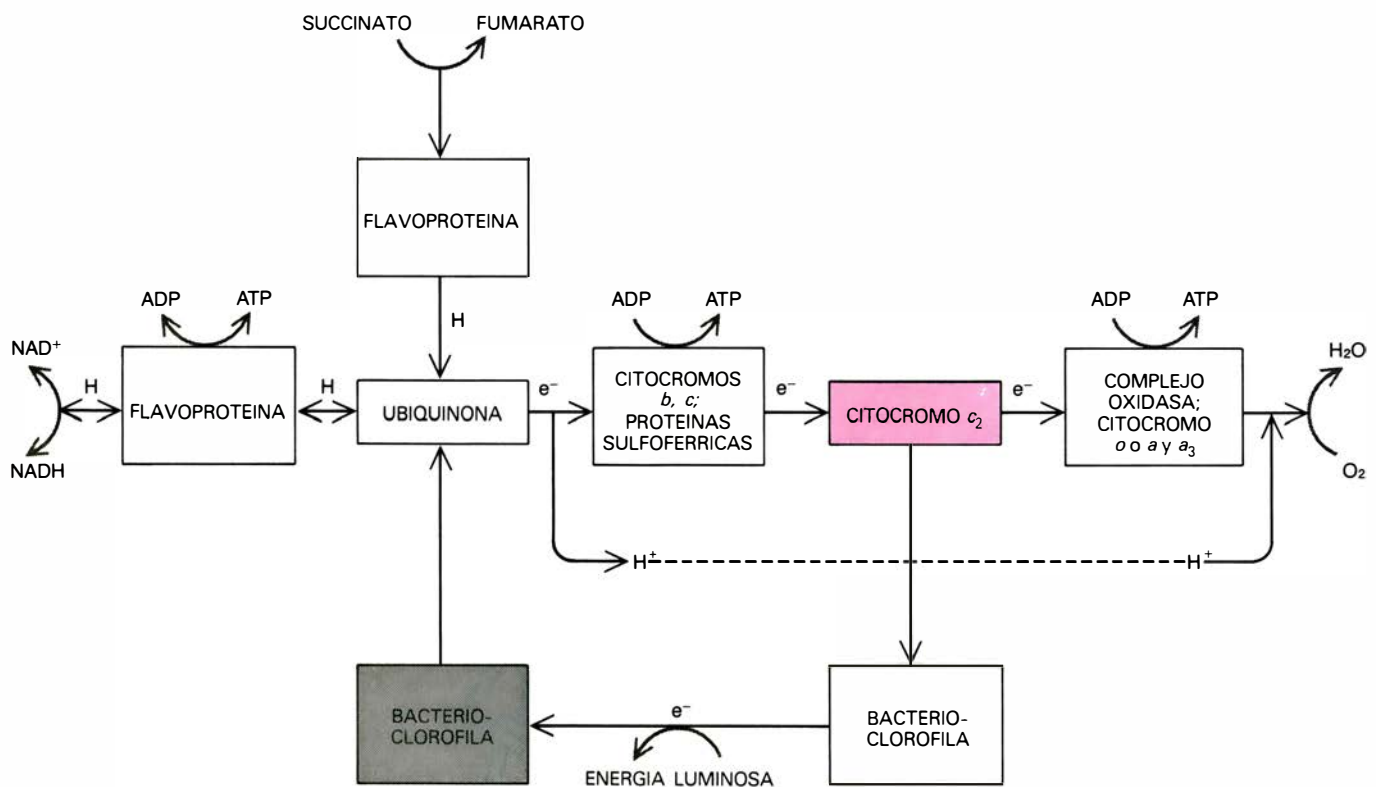
transporte de electrones que contienen siempre un citocromo *c*.

En los últimos cinco años, la contribución del análisis estructural de rayos X ha puesto de manifiesto que ciertas moléculas de citocromo *c* de diferentes bacterias se presentan plegadas de la misma manera, con sólo la adición o



LA CADENA RESPIRATORIA de transporte de electrones de las mitocondrias —los orgánulos transductores de energía de las células, que es tanto como decir de toda la vida por encima del nivel de las bacterias—. Dicha cadena transfiere electrones (e^-) al complejo citocromo oxidasa, que,

a su vez, los combina con iones hidrógeno (H^+) y oxígeno para formar agua. La energía extraída en tres sitios a lo largo de la cadena respiratoria fosforila el ADP para formar el transportador de ATP. El citocromo *c* (en color) desempeña un papel principal en la transferencia de electrones.



FOTOSÍNTESIS Y RESPIRACION son procesos energéticos que pueden llevar a cabo organismos como la no-sulfobacteria púrpura *Rhodospseudomonas capsulata*, cuya cadena de transporte de electrones se representa aquí según el modelo propuesto por Barry L. Marrs, de la Universidad de Saint

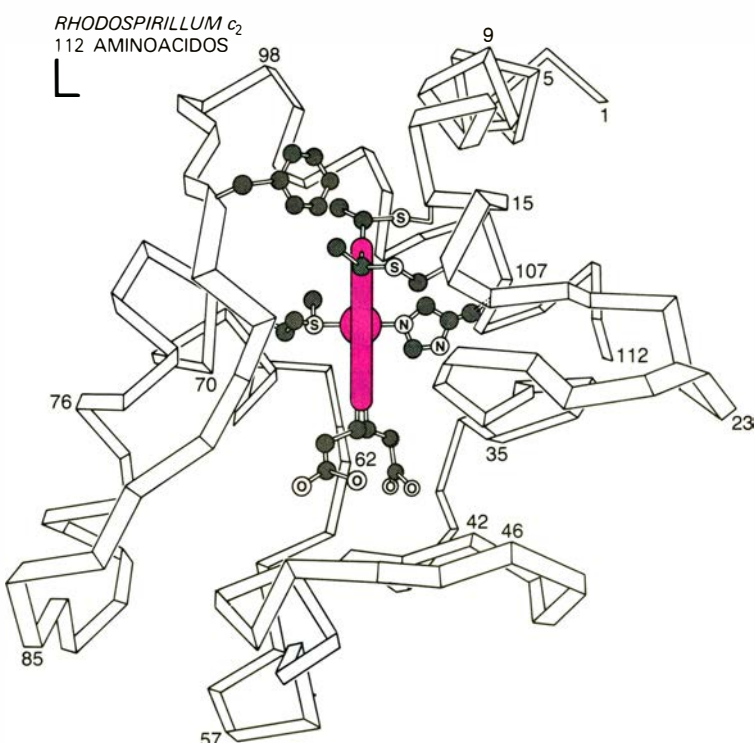
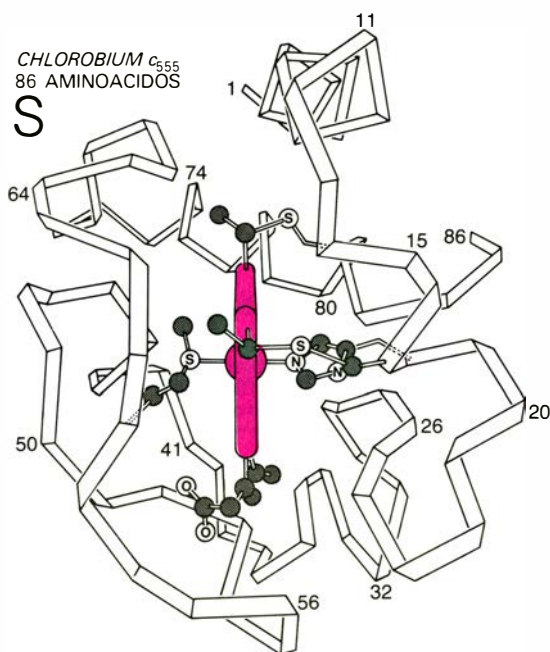
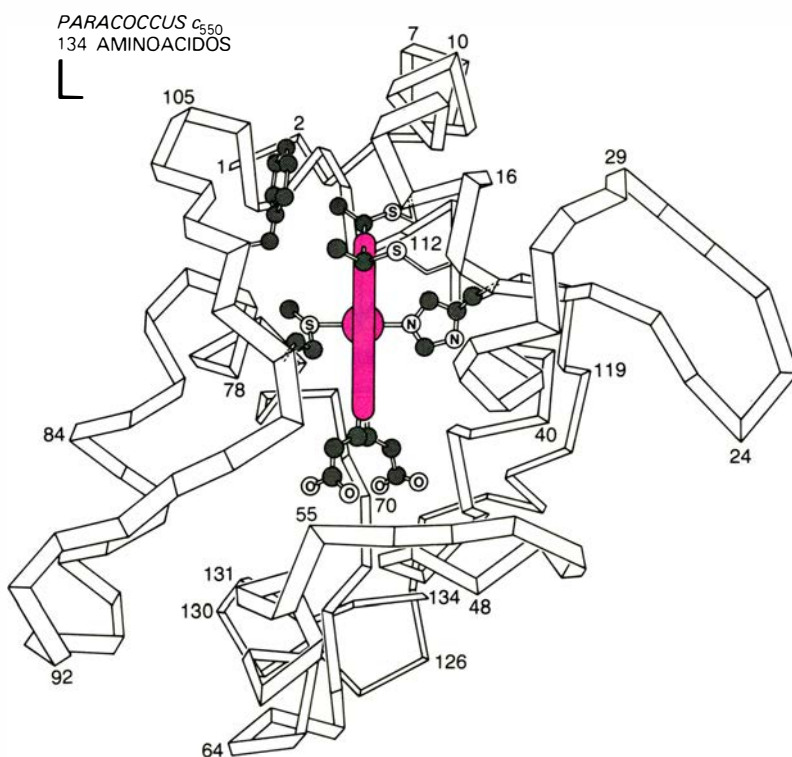
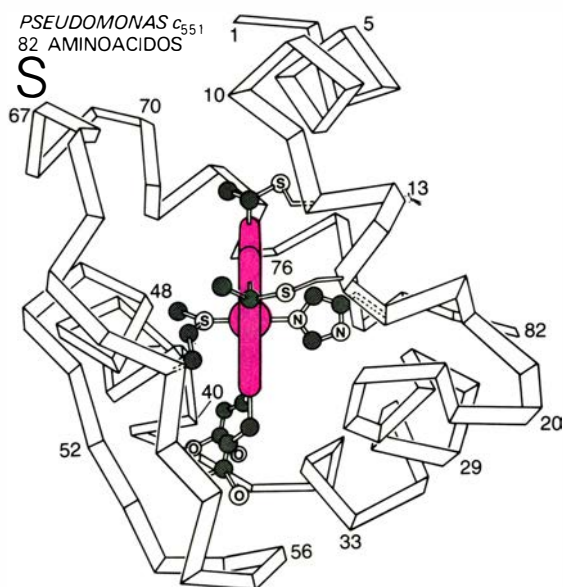
Louis, y Howard Gest, de la Universidad de Indiana. El citocromo c_2 puede transferir electrones no sólo a la bacterioclorofila (para energizarse por la luz), sino también a la citocromooxidasa (para reducir al oxígeno). La cadena sin segmento de bacterioclorofila es similar a la de las mitocondrias.

delección de lazos de la cadena en la superficie de la molécula. Estas moléculas de citocromo *c* con idéntico plegamiento constituyen una familia sorprendentemente coherente de proteínas relacionadas, tanto si las cadenas de transporte de electrones de las que proceden son fotosintéticas, como respiratorias o de ambos tipos.

El núcleo de todas estas moléculas de

citocromo *c* es el grupo hemo: un anillo de porfirina que rodea a un átomo central de hierro. Los electrones externos de los átomos del esqueleto porfirínico están deslocalizados, es decir, gozan de libertad para moverse de un centro atómico a otro, de manera parecida a como lo hacen en el benceno o el grafito; el propio átomo de hierro forma parte de este sistema de electrones deslocalizados.

Un electrón que entre en el hemo por un borde puede moverse libremente hasta el átomo central de hierro. Por el contrario, si un electrón sale por un canto, el hueco puede emigrar (como una burbuja en un líquido) hacia dentro hasta alcanzar el átomo de hierro, convirtiendo su forma reducida ferrosa (Fe^{2+}) en su forma oxidada férrica (Fe^{3+}). Hoy se cree que éste es el ca-



GALERIA DE RETRATOS de la familia del citocromo *c*. En estas dos páginas se exhiben las estructuras de cuatro citocromos *c* bacterianos, cuyos análisis de rayos X han sido completados, así como la del citocromo

del atún, como representante de la proteína mitocondrial. *Pseudomonas* y *Paracoccus* son bacterias respiratorias; *Chlorobium* es una sulfobacteria fotosintética verde, y *Rhodospirillum*, una no-sulfobacteria purpúrea capaz

mino que siguen los electrones para salir y entrar en el citocromo *c*, a través de uno de los bordes que expone el hemo.

El hemo es mantenido rigidamente dentro del armazón proteico por cuatro enlaces covalentes. Dos conectan los bordes del hemo a los átomos de azufre de las cadenas laterales de dos aminoácidos (cisteínas) de la proteína, y otros dos conectan el propio hierro a un átomo de azufre (de una cadena lateral de metionina) y a un átomo de nitrógeno (de una cadena lateral de histidina) por cada una de las caras del hemo planar. Las dos cisteínas están separadas en la cadena proteica por otros dos aminoácidos, en tanto que la histidina sigue inmediatamente a la segunda cisteína. Esta secuencia, cisteína-*X*-*Y*-cisteína-histidina, es una de las características diferenciales de un citocromo de tipo *c*. El ligando metionina está situado mucho más lejos a lo largo de la cadena, donde se enrosca hacia el otro lado del hemo.

Este hemo se presenta también en la hemoglobina, pero mantenido de diferente manera dentro de la trama proteica. Las uniones covalentes con las cisteínas faltan, y sólo persiste el ligando histidina. Un hemo tiene dos cadenas laterales polares (hidrófilas) de ácido propiónico ($-\text{CH}_2\text{CH}_2\text{COOH}$) unidas a uno de sus bordes. En la hemoglobina, estas cadenas laterales se proyectan hacia el ambiente acuoso circundante, mientras que el resto del hemo queda sepultado en una cavidad formada por las cadenas laterales de los aminoácidos

libres no polares (hidrófobos). Aunque esta disposición es la más estable desde un punto de vista energético, no es la que presenta, sin embargo, el citocromo *c*. En su lugar, el hemo aparece girado 90 grados, de modo que uno de los grupos de ácido propiónico se sitúa justamente bajo la superficie de la molécula, en tanto que el otro queda profundamente sepultado.

Para sumergir un grupo polar hidrófilo de esta naturaleza en el interior hidrófobo hay que pagar un precio en energía, y la molécula de citocromo lo compensa formando enlaces de hidrógeno entre el grupo propiónico sepultado y dos grandes cadenas laterales de aminoácido, a saber, las de tirosina y triptófano (que constituyen los números 48 y 59 en la secuencia del citocromo *c* del atún). Estas dos cadenas laterales unidas por enlaces de hidrógeno son absolutamente constantes entre todos los eucariotas —animales, plantas, hongos y protistas—, y grupos funcionalmente equivalentes se encuentran asimismo siempre en las bacterias. ¿Por qué debe el hemo del citocromo *c* aparecer situado de esta manera tan extraña y costosa energéticamente? La respuesta parece estar en que dicha postura es precisa para el apropiado flujo de electrones hacia dentro y hacia fuera a través del canto del hemo expuesto al exterior. Si los grupos de ácido propiónico se proyectasen hacia fuera de la superficie, como en la hemoglobina, bloquearían la aproximación de otras grandes moléculas que intercambian electrones

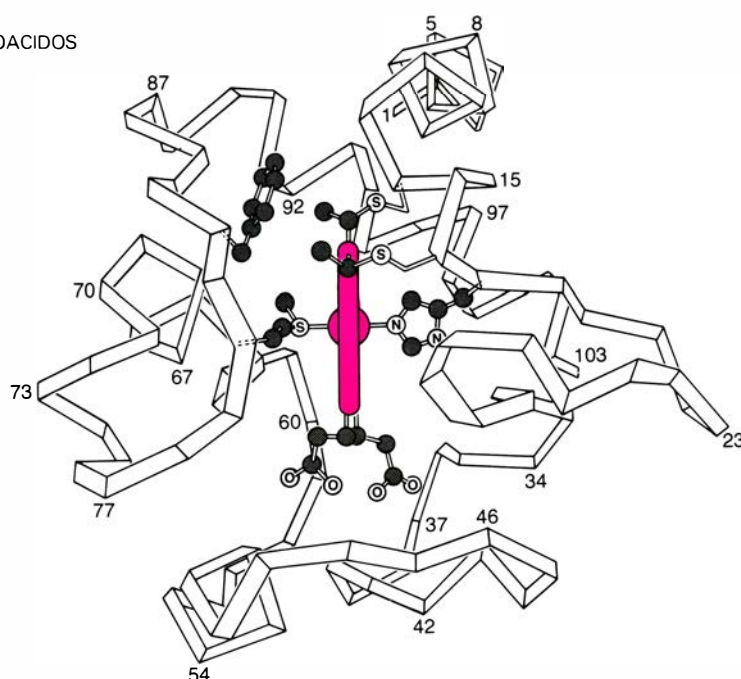
con el citocromo *c*. En consecuencia, el hemo se reorienta por medio de enlaces covalentes y de hidrógeno, de modo que únicamente expone un borde con pequeños grupos no polares. Se trata de un atractivo ejemplo de ingeniería molecular especializada: la construcción en la molécula de una estructura inherentemente por debajo del óptimo para llevar a cabo una función específica.

El primer citocromo *c* para el que se determinaron la estructura tridimensional y la secuencia de aminoácidos fue el citocromo *c* respiratorio de caballo, seguido a continuación del de dos peces: atún y bonito. Los análisis estructurales de rayos X se han completado ahora con los de cuatro citocromos *c* de bacterias fotosintéticas y respiratorias, mostrándose sus estructuras en estas dos páginas, junto con la del citocromo *c* de atún. A los diversos citocromos *c* bacterianos se les asignan subíndices, bien por razones históricas (por ejemplo, *c*₂) o para indicar el pico particular de absorción, en la región del visible, de la molécula en nanómetros (por ejemplo, *c*₅₅₁). *Pseudomonas* y *Paracoccus* son bacterias respiratorias que pueden utilizar oxígeno o nitrato para la oxidación. *Chlorobium* es una sulfobacteria fotosintética verde, y *Rhodospirillum*, una bacteria fotosintética púrpura que no utiliza compuestos de azufre. En *Pseudomonas*, *Paracoccus* y atún, el papel del citocromo *c* como transportador de electrones es puramente respiratorio, mientras que en *Chlorobium* es estrictamente fotosintético. En las no-sulfobacterias púrpuras, la misma cadena de electrones y el mismo citocromo *c*₂ funcionan tanto en la fotosíntesis como en la respiración.

En estos diagramas, las cintas plegadas representan el curso de la cadena de proteína, indicando cada pliegue un átomo de carbono alfa con su cadena lateral aminoacídica. Las cadenas laterales se numeran sucesivamente (e independientemente en cada molécula) a partir del grupo amino terminal de cada proteína. La placa coloreada es el grupo hemo visto de perfil, con sus ligandos de histidina y metionina a derecha e izquierda, y sus cadenas laterales de ácido propiónico extendiéndose hacia abajo. Todas estas moléculas tienen similares plegamientos de la cadena y empaquetamientos de los grupos laterales alrededor del hemo, pero difieren en detalle en los lazos de cadena que se extienden sobre sus superficies. Las moléculas se agrupan naturalmente en tres subfamilias estructurales. Los citocromos *c* cortos (S) de *Pseudomonas* y *Chlorobium* carecen del trozo de cadena que, en los otros,

ATUN *c*
103 AMINOACIDOS

M



de fotosintetizar y respirar. La cadena de proteína se representa como una cinta plegada, con una cadena lateral de aminoácido en cada pliegue. El grupo hemo (color) se ve de canto. Las moléculas se agrupan en tres clases estructurales: cortas (S), media (M) y larga (L). (Ilustraciones de G. Kelvin.)

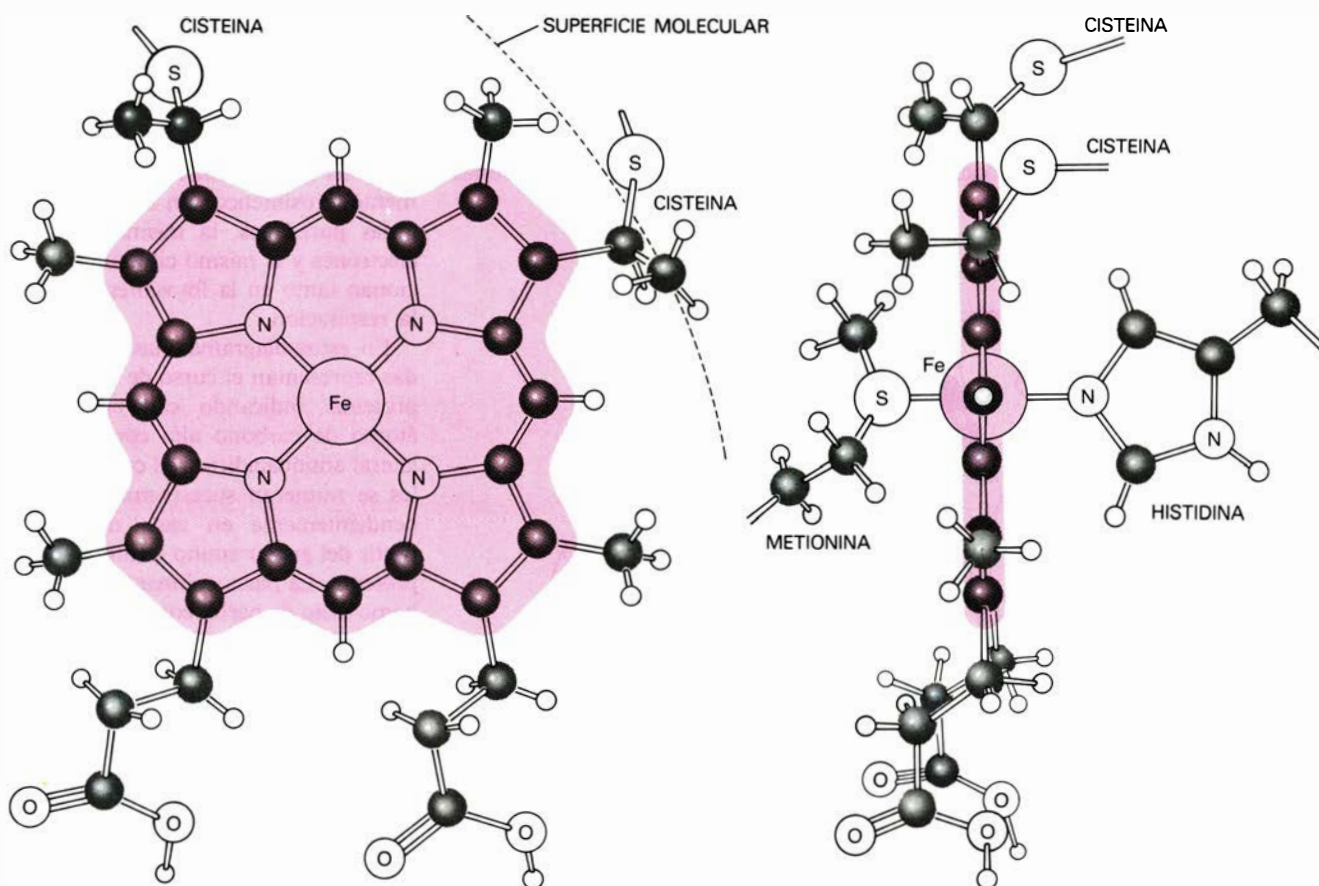
forma la base de la molécula (aproximadamente de los aminoácidos número 37 al número 59 en el sistema de numeración del atún). Los citocromos *c* medios (M) —representados aquí por el citocromo *c* del atún— son del tipo encontrado en las mitocondrias, u orgánulos respiratorios de todas las células eucarióticas. Los citocromos *c* largos (L) tienen segmentos adicionales de cadena insertos en la vecindad de los aminoácidos número 54 y número 77 (sistema del atún), y a veces cerca del 23.

La estructura del citocromo de *Rhodospirillum* fue determinada por F. Raymond Salemme y Joseph Kraut, de la Universidad de California en San Diego, y la del de *Chlorobium*, por Zbigniew R. Korszum y Salemme, de la Universidad de Arizona. Las estructuras de los de atún, *Pseudomonas* y *Paracoccus* fueron establecidas, respectivamente, por Tsunehiro Takano y sus colaboradores, Robert J. Almassy y Russel Timkovich en mi laboratorio del Cal Tech. El análisis del citocromo fotosintético *c*₅₅₄ de la cianobacteria *Anacystis nidulans* por Martha L. Ludwig, de la Universidad de Michigan, está lo suficientemente avanzado como para mostrar claramente que pertenece a la clase S.

Las similitudes entre las cinco moléculas son incluso mayores que lo que muestran los diagramas simplificados de plegamiento. En efecto, en cada una de las cinco moléculas, los mismos tipos de aminoácidos hidrófobos —alifáticos (lineales) o aromáticos (cíclicos)— tienden a empaquetarse alrededor del hemo en posiciones correspondientes, tanto en el espacio tridimensional como en la secuencia de aminoácidos. Estos aminoácidos se muestran en naranja y rojo en el dibujo detallado del *Pseudomonas* *c*₅₅₁ en la página que encabeza el artículo. Por ejemplo, los citocromos M y L *c*, *c*₂ y *c*₅₅₀ tienen todos un agrupamiento de tres aminoácidos aromáticos en la base de la molécula (números 46, 48 y 59 en el sistema de numeración del atún), tres más a la izquierda del hemo (números 67, 74 y 82) y dos más en la parte superior derecha (números 10 y 97). Algunos de estos aminoácidos no varían; otros cambian entre tirosina y fenilalanina, y, ocasionalmente, triptófano. Con una o dos excepciones en las bacterias, todos caen exactamente en las mismas posiciones a lo largo de la cadena de proteína.

El patrón de los aminoácidos aromáticos es más variado en la clase S, pero

los dos en la parte superior derecha parecen ser bastante importantes (tirosina números 10 y 80 en *c*₅₅₅, o fenilalanina número 7 y triptófano número 77 en *c*₅₅₁), así como la presencia en la base de la molécula de algo que puede formar un enlace de hidrógeno con el ácido propiónico hundido del hemo. Los citocromos *c*₅₅₅ y *c*₅₅₁ resuelven este problema de enlazamiento en la base de maneras muy distintas. En *Chlorobium* *c*₅₅₅, el triptófano número 34 ocupa la misma posición a lo largo de la cadena de aminoácidos que el triptófano número 59 en el de atún, si se tienen en cuenta las deleciones de cadena en la base del *c*₅₅₅. En el *c*₅₅₁ de varios *pseudomonas*, este triptófano falta, habiendo sido reemplazado por tirosina, fenilalanina o asparagüina. En su lugar, el triptófano número 56, sin relación ninguna (que corresponde en la secuencia a los aminoácidos de la zona central del intervalo de los 70 en el atún), se estira hacia atrás desde la base frontal de la molécula para formar un puente de hidrógeno compensador con el ácido propiónico enterrado. La familia del citocromo *c* es, en conjunto, un ejemplo de evolución divergente: divergencia de un gen ancestral común. El triptófano número 56 del *c*₅₅₁ y el tript



ESTRUCTURA DEL HEMO del citocromo *c*, con indicación de sus uniones a la cadena de proteína. La vista frontal (izquierda) muestra cómo se une el átomo de hierro central a los cuatro átomos de nitrógeno, constituyendo el anillo planar del hemo; el hierro se une también al átomo de azufre

de una cadena lateral de metionina de la proteína y a un átomo de nitrógeno de una histidina. El hemo se une además covalentemente a la cadena de proteína por los átomos de azufre de dos cisteínas. Los electrones están “deslocalizados” dentro del esqueleto de porfirina (color, a la izquierda).

tófano número 34 del c_{555} suministran un ejemplo secundario de evolución convergente: llegada a la misma solución estructural por medio de rutas evolutivas diferentes.

En las dos páginas siguientes se presentan tabuladas las secuencias de aminoácidos de los citocromos c procarióticos pertenecientes a esta familia evolutiva particular. El nombre de citocromo c se da a cualquier hemoproteína que exhibe, en su forma reducida, un espectro específico. Este espectro tiene su origen en los grupos laterales propios del hemo y en la unión covalente del hemo con el agrupamiento cisteína- X - Y -cisteína-histidina de la cadena polipeptídica. Sin embargo, no todos estos citocromos c se relacionan necesariamente entre sí por compartir un gen ancestral común. En los citocromos c_1 de algunas bacterias fotosintéticas, el hemo se une cerca del carboxilo terminal de la cadena, más bien que al comienzo, y no hay un sexto enlace con la metionina. Los citocromos c_3 de las bacterias que respiran con sulfato tienen cuatro grupos hemo unidos a la misma cadena. Por lo demás, otros citocromos c son también flavoproteínas. No se ha demostrado que ninguno de éstos se halle evolutivamente relacionado con los citocromos c de este artículo, que pueden clasificarse como una línea evolutiva interrelacionada sobre la base de tres líneas de prueba: su gran similitud en la secuencia de aminoácidos y en el plegamiento tridimensional, y su función común junto al extremo de baja energía libre de las cadenas (fotosintética y respiratoria) de transporte de electrones.

En la tabla de secuencias, *Paracoccus*, *Pseudomonas*, *Azotobacter* y *Micrococcus* son bacterias respiratorias. *Rhodospirillum*, *Rhodopseudomonas* y *Rhodospirillum* constituyen los tres géneros de la familia Rhodospirillaceae. *Spirulina* y *Anacystis* son cianobacterias, y las otras entradas, clasificadas con ellas, son algas eucarióticas. *Chlorobium* y *Prosthecochloris* son sulfobacterias verdes. Los citocromos c de las diferentes Rhodospirillaceae son bastante variados, con ejemplos en las tres categorías de tamaño, L, M y S. Los de los organismos respiratorios se entremezclan con ellos muy ampliamente. *Paracoccus* c_{550} se distingue del c_2 sólo por ser el más largo de la clase L, el c del atún se encuentra entre las secuencias M, y las secuencias del *Pseudomonas* c_{551} componen la mayor parte del grupo S. Los citocromos de las cianobacterias y de las algas eucarióticas se han segregado en una clase S* separada, ya que sus secuencias son muy diferentes de las de los S, si bien

FOTOSINTETIZADORES

A. BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS VERDES

1. SULFOBACTERIAS VERDES (CHLOROBIAEAE).

Un fotocentro.
Fuente de hidrógeno reductor: sulfuro de hidrógeno, azufre, tiosulfato o hidrógeno molecular.
Producto de desecho: sulfato.
Anaerobios estrictos; no pueden respirar.

2. BACTERIAS FILAMENTOSAS VERDES (CHLOROFLEXACEAE).

Un fotocentro.
Fuente de hidrógeno: sulfuro de hidrógeno y moléculas orgánicas.
Aeróbicas: respiran oxígeno.

B. BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS PURPÚREAS

1. SULFOBACTERIAS PURPÚREAS (CHROMATIACEAE).

Un fotocentro.
Fuente de hidrógeno: sulfuro de hidrógeno, azufre, tiosulfato o hidrógeno molecular; en algunos casos, también moléculas orgánicas.
Anaeróbicas: no pueden respirar.

2. NO-SULFOBACTERIAS PURPÚREAS (RHODOSPIRILLACEAE).

Un fotocentro.
Fuente de hidrógeno: principalmente, moléculas orgánicas; en algunos casos, también sulfuro de hidrógeno, pero no azufre.
Aeróbicas: respiran oxígeno.

C. ALGAS VERDE-AZULADAS (CIANOBACTERIAS).

Dos fotocentros.
Fuente de hidrógeno: agua.
Eliminan oxígeno como producto de desecho.
Aeróbicas: respiran oxígeno.

RESPIRADORES NO-FOTOSINTÉTICOS

A. RESPIRADORES DE SULFATO (*DESULFOVIBRIO* Y OTROS).

Reducen sulfato a sulfuro de hidrógeno.
Pueden estar distantes relacionados con las bacterias fotosintéticas.

B. RESPIRADORES DE OXÍGENO (MUCHAS BACTERIAS).

Reducen oxígeno a agua.
Varios linajes evolucionaron probablemente de un tipo u otro de bacterias fotosintéticas. Algunos pueden utilizar también nitrato como oxidante.

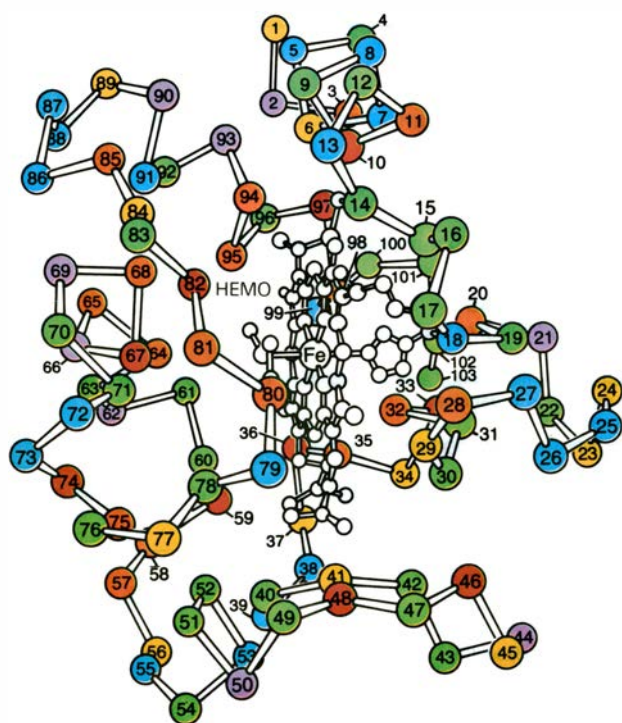
LA FOTOSÍNTESIS se presenta en tres grupos de bacterias: las fotosintetizadoras verdes, las purpúreas y las verde-azuladas. Algunos de los miembros de cada grupo pueden respirar. La respiración es un mecanismo clave para la producción de energía en otros grupos de bacterias no fotosintéticas.

sus cadenas alcanzan una longitud parecida.

En la tabla se han dispuesto las secuencias de modo que las regiones de correspondiente estructura (y que, por tanto, fueron presumiblemente transcritas por porciones correspondientes de los genes codificadores de la proteína) se alinean verticalmente unas sobre otras. El alineamiento no pudo realizarse con corrección hasta que se conocieron las estructuras tridimensionales de los cinco citocromos. Los bioquímicos no son todavía lo bastante listos como para predecir con éxito el plegamiento sobre la base de los datos secuenciales solamente, a pesar de que, en principio, toda la información está allí presente (puesto que la secuencia determina cómo se pliega una proteína). Antes de que se realizasen los análisis de rayos X, cuatro grupos de investigadores trataron independientemente de encontrar el alineamiento correcto para las secuencias del c_{551} , por un lado, y del c y c_2 , por otro. Los cuatro llegaron a distintos resultados, todos ellos erróneos, según demostró el análisis estructural del c_{551} .

Sin las estructuras tridimensionales, el problema de dónde situar las delecciones masivas en la secuencia del c_{551} fue insuperable, pero, con la estructura en la mano, resultó trivial: fue precisamente la ubicación de los pliegues, revelada por el mapa de rayos X, lo que aclaró qué parte de la molécula del citocromo de atún había que "quitar" para hacerla encajar en el mapa del c_{551} . Esto ilustra un principio básico: en el nivel actual de conocimiento sobre el plegamiento de las proteínas son mejores guías, para establecer similitudes entre proteínas remotamente relacionadas, las estructuras tridimensionales que las secuencias de aminoácidos.

En la tabla de secuencias, dos puntos merecen destacarse por la luz que arrojan sobre la historia de la duplicación de los genes. Tanto *Rhodospirillum rubrum* como *R. rubrum* tienen dos citocromos c_2 ligeramente diferentes, que son producto de dos genes distintos, designándose como isoenzimas 1 y 2. Cada isoenzima se parece más al correspondiente de la otra especie que a su propio



HIDROFOBICO, ANILLOS AROMATICOS

F	FENILALANINA
W	TRIPTOFANO
Y	TIROSINA

HIDROFOBICO, NO AROMATICO

I	ISOLEUCINA
L	LEUCINA
M	METIONINA
V	VALINA

AMBIVALENTE (HIDROFOBICO PERO PEQUEÑO, O POLAR PERO SIN CARGA)

A	ALANINA
B	ASPARRAGUINA O ACIDO ASPARTICO
C	CISTEINA
N	ASPARRAGUINA
P	PROLINA
Q	GLUTAMINA
S	SERINA
T	TREONINA
Z	GLUTAMINA O ACIDO GLUTAMICO

AMBIVALENTE (SIN CADENA LATERAL)

G	GLICINA
----------	---------

HIDROFILICO, BASICO

H	HISTIDINA
J	MONOMETIL-LISINA
K	LISINA
R	ARGININA

HIDROFILICO, ACIDO

D	ACIDO ASPARTICO
E	ACIDO GLUTAMICO

L

Paracoccus denitrificans C₅₅₀
Rhodopseudomonas sphaeroides C₂
Rhodopseudomonas capsulata C₂
Rhodospirillum rubrum C₂
Rhodospirillum photometricum C₂
Rhodopseudomonas palustris C₂

M

Rhodopseudomonas acidophila C₂
Rhodopseudomonas viridis C₂
 ATUN c
Rhodomicrobium vannielii C₂
Rhodospirillum molischianum C₂, iso-1
Rhodospirillum fulvum C₂, iso-1
Rhodospirillum molischianum C₂, iso-2
Rhodospirillum fulvum C₂, iso-2
Rhodopseudomonas globiformis C₂

S

Rhodospirillum tenue C₅₅₁
Rhodopseudomonas gelatinosa C₅₅₁
Pseudomonas aeruginosa C₅₅₁
Pseudomonas fluorescens C₅₅₁
Pseudomonas stutzeri C₅₅₁
Pseudomonas mendocina C₅₅₁
Pseudomonas denitrificans C₅₅₁
Azotobacter vinelandii C₅₅₁

S*

Spirulina maxima C₅₅₄
Anacystis nidulans C₅₅₄
Alaria esculenta f
Porphyra tenera f
Bumilleriopsis filiformis f
Monochrysis lutheri f
Euglena gracilis f

Micrococcus halotolerante C₅₅₄
Pseudomonas aeruginosa C₄, 1.^a mitad
Pseudomonas aeruginosa C₄, 2.^a mitad
Pseudomonas mendocina C₅

Chlorobium thiosulfatophilum C₅₅₅
Prosthecochloris aestuarii C₅₅₅

Desulfovibrio vulgaris C₅₅₃

1	10	20	30	40
NEGDAAKGEKEFNK	CKACHMIQAPDGTDI	KGGKTGPNLYGVVGRK	IASEEGFK	YG
QEGDPEAGAKAFNQ	CQTCHVIVDDSGTTI	AGRNAKTGPNLYGVVGR	TAGTQADF	FKGYG
GDAAKGEKEFNK	CKTCHSIAPDGTI	IVKGAKTGPNLYGVVGR	TAGTYPEFK	YK
EGDAAAGEKVSKE	CLACHTFDQGG	ANKVGPPLFGVF	ENTAANKDNYA	YS
AGDAAVGEKIAKAK	CTACHDLNKG	PIKVGPPPLFGVF	GRITGT	FAGYS
QDAAKGEAVFKQ	CMTCHRAD	KNMVGPALGGVVGR	KAGTAAGFT	YS
AGDPDAGQKVFLE	CAACHKIGPGA	KNGVGPSLNGVANR	KAGQAE	GFA
QDAASGEQVFKE	CLVCHSIGPGA	KNKVGPVLNGLFGR	HSGTIEGFS	YS
GDVAKGKTFVQK	CAQCHTVENG	KHKVGPPLWGLFGR	KTGQAE	GYS
AGDPVKGQVFKE	CKICHQVGP	TAKNGVGP	QNDVFGQKAGAR	PGFN
ADAPP--PAFNQ	CKACHSIEAG	KNGVGPSLSGAYGR	KVGLAPNYK	YS
ADAP--TAFNQ	CKACHSIEAG	KNGVGPSLSGAYGR	KVGLAPNYK	YS
ADAP--AGFTL	CKACHSVEAG	KNGVGPSLAGVYGR	KAGTISGFK	FS
ADAP--PAFGM	CKACHSVEAG	KNGVGPSLAGVYGR	KAGTLAGFK	FS
GSAPPDGPVEGKHLFHTI	CILCHTDIKG	RNKVGPSLYGVVGR	HSGIEPGYN	YS
ADESALAQTKGCLACHNPEK		K-VVGP	PAYGWVAKKYA	
ATPAELATKAGCAVCHQPTA		K-GLGPS	YQEI AKKYK	
EDPEVLFKNKGCVACHAIDT		K-MVGP	PAYKDVAAKFA	
EDGAALFKSKPCAACHTIDS		K-MVGP	PAKEVAAKNA	
QDGEALFKSKPCAACHSIDA		K-LVGP	PAKEVAAKYA	
ASGEELFKSKPCGACHSVQA		K-LVGP	PAKEVAAKNA	
STGEELFKAKACVACHSVDK		K-LVGP	AFHDVAAKYG	
ETGEELYKTKGCTVCHAIDS		K-LVGP	SFKEVTAKYA	
GDVAAGASVF	SANCAACHMGG	RNVIVAN	KTLSKSDLAK	
ADLAHGGQVF	SANCAACHLGG	RNVVNPA	KTLEKA	
IDIDNGEDIF	TADCSACHAGG	NNVIMPE	KTLLKKD	
ADLDNGEKVF	SANCAACHAGG	NNAIMP	KTLLKKD	
ADIENGERIF	TANCAACHAGG	NNVIMPE	KTLLKKD	
GDIANGEQVF	TGNCAACHSVZ	ZZJTLEL	SSLWKAK	
GGADV	ADNCSTCHVNG	GNVISAG	KVLSKTAIE	
AGDAAAGEDKI	GT-CVACHGTD	GQGLAPI	YPNL TGQSA	
AGDAAAGQAKA	AV-CGACHGAB	BBGSAPP	FPKL AGQGE	
LFRGGKIAEGM	PA-CTGCHGSSP	VGIATAG	FPHL GGQHA	
AASAGGGARSADDI	AKHCNACHGAGV	LGAPK	IGDTAA	
YDAAAGKATYDAS	CAMCHKTGM	MGAPK	VGDKAA	
AVTKADVEQYDLANGKTVYDAN	CASCHAAGI	MGAPK	TGTARK	
ADGAALY	KSCIGCHSADG	GKAMMTNA	VKVG	

LAS SECUENCIAS DE AMINOACIDOS que se presentan en estas dos páginas corresponden a 36 citocromos c relacionados, de bacterias, algas y mitocondrias de atún. Las secuencias se han dispuesto, sobre la evidencia

suministrada por los análisis estructurales de rayos X, de manera que queden alineadas verticalmente las regiones estructuralmente equivalentes de la cadena. La numeración a lo largo de la cabecera de la tabla corresponde a

isoenzima. Esto sugiere que la duplicación conducente a los genes del isoenzima 1 e isoenzima 2 ocurrió antes que la separación de las dos especies. *Pseudomonas aeruginosa* tiene, además de su *c551*, un citocromo *c4* que es una molécula de doble longitud, con dos hemis asociados y dos ligandos metioninas. Cada mitad de la secuencia *c4* se ajusta bien con los otros citocromos de la tabla sugiriendo que esta proteína es el resultado de una duplicación génica, primero, y de una mutación que suprimió la señal "stop" entre los dos genes, después, de modo que las dos secuencias se transcriben ahora con un mensaje continuo. La duplicación debió ser remota, puesto que la primera mitad del *Pseudomonas c4* se asemeja más a la secuencia del *Micrococcus c554* que a su propia segunda mitad.

Para las secuencias de proteínas estrechamente relacionadas, una "matriz de diferencias", mostrando el número de

diferencias de aminoácidos en todas las comparaciones por parejas de las secuencias, es efectiva para valorar el grado de relación y también como punto inicial para construir los árboles filogenéticos de los organismos huéspedes. Este abordaje ha sido seguido con éxito por Walter M. Fitch, Emanuel Margoliash, Morris Goodman, Margaret Dayhoff y otros. Para secuencias más distanciadas es mejor una "matriz de identidades", puesto que no sólo evita la difícil cuestión de si tratar una larga delección como un proceso evolutivo de muchos eventos, sino que suministra una medida de la similitud de dos secuencias en las regiones de la cadena que tienen en común.

Dos páginas más adelante se muestra una versión condensada de una matriz de identidades. En lugar de dar el número de aminoácidos que son idénticos en las secuencias individuales, la tabla muestra los valores medios para todos los seis citocromos de la clase L, todos

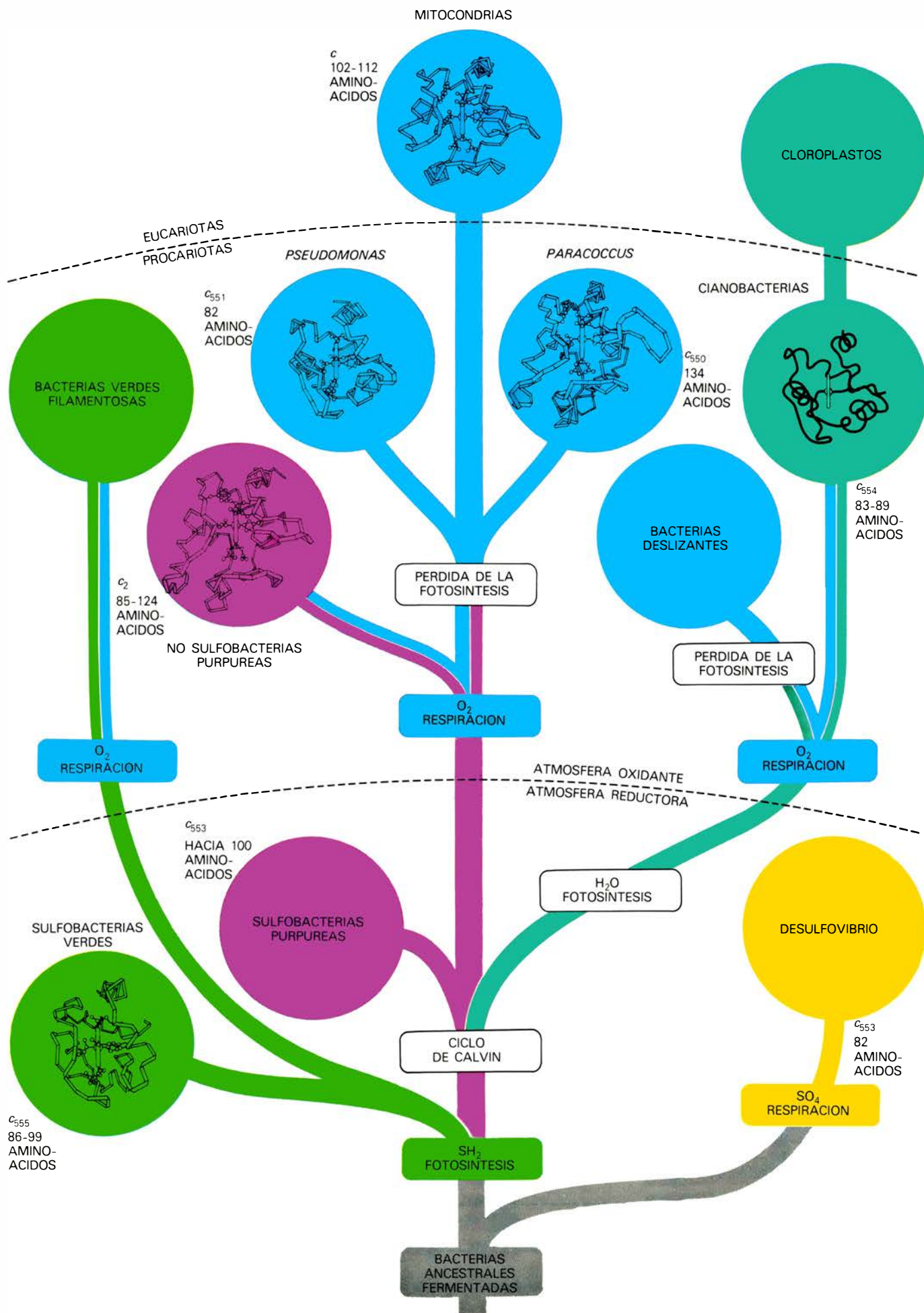
los nueve de la M, todos los ocho de la S y todos los siete de la S*; la desviación de los números dentro de cada categoría es pequeña si se compara con las diferencias entre categorías. La tabla muestra que cada una de las clases estructurales L, M, S y S* constituyen también una clase genuina en términos de secuencia, ya que, dentro de cualquier clase, las secuencias son idénticas (por término medio) en más de 43 posiciones, mientras que el número de identidades entre cadenas en clases diferentes es considerablemente menor. Sólo las clases L y M son tan similares que podría pensarse en agruparlas en una categoría con 38 o más identidades, pero esta posibilidad queda descartada por la presencia de lazos extra de cadena en las posiciones específicas en los citocromos largos.

La gran diferencia entre las secuencias S y S* no es sorprendente, a pesar de la similitud en tamaño de los dos grupos, cuando se considera su origen. Los

60	70	80	90	100
EGILEVAEKNPDLTWTANLIEYVTDPKPLVKKMTDDKG	AKTKM	TFK	MGK	NQADVVAFLAQBPPBAGZGAAGAGSBSZ
EGMKEAGA--KGLAWDEEHFVQYVQDPTKFLKEYTGDAG	AKGKM	TFK	LKK	EADAHNIWAYLQQVAVRP
DSIVALGA--SGFAWTEEDIAITYVKDPGAFLKEKLDDKK	AKTGM	AFK	LAK	GGEDVAAYLASVVK
ESYTEMKA--KGLTWTEANLAAYVKDKPAFVLEKSGDPK	AKSKM	TFK	LTK	DDEIENVIAIYKLTLLK
PGYVTMGQ--KGHTWDDNALKAYLLDPKGYVQAKSGDPK	ANSKM	IFR	LEK	DDDVANVIAYLHTMK
PLNHNHSGE--AGLVWTQENIAYLPDPNAYLKKFLTDKGQADKATGSTKM	TFK	LAN	DQQRKDVAAYLATLK	
DANKN--SGLTWDEATFKEYITAPQKKVP	G-TKM	TFFG	LPN	EADRDNIWAYLSQFKADGSK
DANKN--SGITWTEEVFREYIRDPAKAKIP	G-TKM	IFAG	IKD	EQKVSOLIAYLKQFNADGSKK
DANKS--KGIWNNDTLMLEYLENPKKIYIP	G-TKM	IFAG	IKK	KGERQDLVAYLKSATS
DAMKN--SGLTWDEATLDKYLENPKAVVP	G-TKM	VFFG	LKN	PQDRADVIAIYKQLSGK
PAHLA--SGMTIDDAMLTKYLANPKETIP	G-NKM	GAAFGG	LKN	PADVAAVIAIYKLTVK
AAHLA--SGMTIDEAMLTKYLANPKATIP	G-NKM	GASFGG	LKK	PEDVKAVIEYKLTVK
DPHIK--SGLTWDEPTLTLYLADPKTVIP	G-NKM	VFAG	LKN	PDDVKAVIEYKLTLLK
DPHAK--SGLTWDEPTLTLYLADPKGVIP	G-NKM	VFAG	LKN	PADVAAVIAIYKLSL
EANIK--SGIVWTPDVLFKYIEHPQKIVP	G-TKM	GYPG	QPD	PQKRADIAYLETLLK
-----GQAGAEAKLVAKVMAGGQGVWAKQLG	AEIPM	PANN	VT	KEEATRLVKWVLSLKQIDYK
-----GQAGAPALMAERVVRKGSVGF	GKLPMTPTPAR	IS	DADLKLVIDWILKTP	
-----GQAGAEAEALAQRIKNGSQGVW	GIIPM	PPNA	VS	DDEAQTAKWVLSQK
-----GVKDAKTLAGHIKNGTQGVW	GIIPM	PPNQ	VT	DAEALTQAQWVLSLK
-----GQDGAADLLAGHIKNGSQGVW	GIIPM	PPNP	VT	EEEAKILAEWILSQK
-----GVDGAADVLAGHIKNGSTGVW	GAMPM	PPNP	VT	EEEAKTLAEWVLTLLK
-----AQGDGAHAHTNSIKTGSKGNW	GIIPM	PPNA	VS	PEEAKTLAEWIVTLK
-----GQAGIADTLAAKIKAGGSGNW	GQIPM	PPNP	VS	EAEAKTLAEWVLTTHK
-----YLKGFDDDAVA--AVA--YQVTN	GKNAM	PGFNRLS	PLQIEDVAAYVVDQAEKGW	
-----DLDEYGMASIE--AIT--TQVTN	GKGAM	PAFGAKLS	ADDIEGVASYALDQSGKEW	
-----ALADNKMVSVN--AIT--YQVTN	GKNAM	PAFGSRLA	ETDIEDVANFVLTBZBKGEW	
-----VLEANSMTID--AIT--YQVQN	GKNAM	PAFGGRLV	DEDIEDAANYVLSQSEKGW	
-----ALEANGMNAVS--AIT--YQVTN	GKNAM	PAFGGRLS	DSIEDVANVYVLSQSEGGW	
-----SYLANFNGDES--AIV--YQVTN	GKNAM	PAFGGRLE	DDEIABVASYVLSKAG	
-----EYLDGGY--TKE--AIE--YQVRN	GKGPM	PAWEGVLS	EDEIIVAVTDYVYTQAGGAWANV	
-----TYLESSI--KA--YRDGQRKGG	NAALM	TPMAQGLS	DEDIADIAAYYSSQE	
-----RYLLKQM--HD--IKDGKRTVL	EEM	TGLLTBLS	BZDIAALADYASQKMSVGMALBBPVAGGEA	
-----TYVAKQL--TD--FREGTRNDD	GTKIMQ	SIAAIKLS	NKDIAAISSYIQGLH	
-----WKERAD--HQGGLDGILAKIS	GINAM	PPKGTCD	CSDDELREAIQKMSGL	
-----WAPHIAKGMNVMVANSIKGYKG	TKGMM	PAKGGNPKLTDQVGNVAVYMGVQSK		
-----WNSRLPQGLATMIEKSVAGYEGERG	SKTFM	PAKGGNPDLDKQVGDAVAYMVNEVL		
-----KYSDEELKALADYMKAMGSAKPVKGQGA	ELYKM	KGYADGSY	GGERKAMSKL	

la secuencia del citocromo de atún, cuyo modelo esquelético molecular se muestra también (arriba, a la izquierda) para poder relacionar las secuencias con la forma de la molécula. La clave nos da la letra que designa a cada

uno de los 20 aminoácidos (y a un variante, la monometil-lisina), así como el color que agrupa a los aminoácidos de acuerdo con su carácter químico. La retención del mismo tipo químico se indica en las bandas de color verticales.



citocromos S se encuentran en pseudomonas y bacterias fotosintéticas purpúreas, mientras que los S* aparecen en cianobacterias y algas eucarióticas. Los pequeños citocromos *c*₅₅₅ de las bacterias fotosintéticas verdes son completamente distintos de todos éstos. El menos parecido de todos, tanto en secuencia como en origen, es el citocromo *c*₅₅₃ del *Desulfovibrio* que respira con sulfato. Sin embargo, la alineación de la secuencia sugiere que incluso este citocromo puede tener el mismo plegamiento de cadena que los otros. Para decidir este punto se necesita un análisis de rayos X.

Todos estos citocromos, al margen de su origen o función metabólica, parecen pertenecer a una familia evolutivamente relacionada de moléculas de proteínas. Además, ocupan posiciones análogas en sus respectivas cadenas de transporte de electrones: están precedidos por flavoproteínas, quinonas, proteínas sulfotéricas y citocromos *b*, y seguidos de citocromo oxidasa o bacterioclorofila. Parece probable que los citocromos están relacionados porque las cadenas de transporte de que forman parte también lo están, lo que a su vez implica que las cadenas de electrones de la fotosíntesis y de la respiración tienen un origen común.

Para aprender más sobre este punto se debería obviamente acudir a las bacterias que pueden simultáneamente fotosintetizar y respirar, siendo sobre las Rhodospirillaceae, o no-sulfobacterias purpúreas, sobre las que más se sabe. En *Rhodospseudomonas capsulata*, ambos procesos metabólicos comparten segmentos de la cadena de transporte de electrones, incluido el citocromo *c*₂ [véase la ilustración inferior de la página 79]. La bacterioclorofila excitada por la luz cede electrones a un "fondo" de ubiquinona, del cual pasan a los citocromos *b* y *c*₂, y de nuevo a la clorofila, utilizándose la energía luminosa absorbida para la síntesis de ATP. Las molé-

ARBOL FILOGENETICO relativo a la evolución de la fotosíntesis bacteriana y de la respiración. De acuerdo con esta propuesta del autor, la respiración con sulfato (amarillo) surgió tempranamente en la tierra primitiva como respuesta a la fotosíntesis productora de sulfato (verde y purpura), de la misma manera que la respiración con oxígeno (azul) apareció más tarde una vez que la fotosíntesis productora de oxígeno (azul-verde) hubo creado un ambiente aeróbico. La respiración con oxígeno hizo su aparición independientemente en varias líneas de bacterias fotosintéticas que adaptaron una hemoproteína para transferir al oxígeno, en lugar de a la bacterioclorofila, los electrones de la cadena fotosintética de transporte de electrones. Se muestran en la figura cinco estructuras bien establecidas de citocromos *c*, así como una sexta (de un citocromo *c*₅₅₄ de cianobacteria), determinada sólo a baja resolución.

	L (6)	M (9)	S (8)	S* (7)	C ₅₅₅ (2)	C ₅₅₃ (1)
L (6: C ₂ , C ₅₅₀)	49.7	38.5	17.8	17.5	15.6	12.0
M (9: C ₂ , C)	38.5	51.6	18.9	19.1	15.1	11.9
S (8: C ₂ , C ₅₅₁)	17.8	18.9	43.8	17.6	13.8	14.4
S* (7: C ₅₅₄ , f)	17.5	19.1	17.6	43.6	18.4	6.4
C ₅₅₅ (2)	15.6	15.1	13.8	18.4	47.0	12.0
C ₅₅₃ (1)	12.0	11.9	14.4	6.4	12.0	—

LA MATRIZ DE IDENTIDADES muestra el número de sitios ocupados por idénticos aminoácidos en comparaciones pareadas de las secuencias de citocromos *c*, promediadas para cada clase estructural (L, M, S y S*) y otras dos variantes. Las cifras en paréntesis corresponden al número de citocromos por grupo. Las secuencias son significativamente idénticas en más sitios de cada clase (color) que entre clases. Sólo las bases son lo bastante similares como para sugerir su combinación en una categoría (líneas de rayas), pero ello queda descartado por los lazos extra de la cadena en las moléculas L.

culas orgánicas, como el succinato, pueden suministrar al fondo equivalentes de reducción que, a su vez, pueden servir para reducir el NAD⁺ a NADH con el concurso de la energía facilitada por el ATP. La reducción del NAD⁺ por electrones del fondo de hidroquinona se denomina flujo reverso de electrones. Esta combinación de la fotofosforilación cíclica y del flujo reverso de electrones no es, sin embargo, toda la historia. El NADH de la glicolisis o del ciclo del ácido cítrico puede también —tal como lo hace en la respiración mitocondrial de las células eucarióticas— suministrar equivalentes de reducción al fondo de ubiquinona. En el extremo de baja energía libre de la cadena, el citocromo *c*₂ puede transferir electrones al complejo citocromo oxidasa, así como a la bacterioclorofila, y la oxidasa puede a su vez —tal como ocurre en la respiración mitocondrial— reducir el oxígeno a agua. De hecho, si se suprime el lazo de bacterioclorofila, la cadena de transporte de electrones es virtualmente idéntica a la cadena respiratoria mitocondrial.

Parece probable que algunas de las sulfobacterias purpúreas (Chromatiaceae) desarrollaron primero la capacidad de obtener equivalentes reductores de la materia orgánica. De esta manera se liberaron de su dependencia de los sulfuros y se convirtieron en los antecesores de las no-sulfobacterias purpúreas (Rhodospirillaceae). Algunas de estas últimas "inventaron" entonces la respiración, al adaptar, como puente, una hemoproteína para llevar electrones del segmento fotosintético al oxígeno. Este invento habría tenido lugar como respuesta a la asequibilidad, gradualmente en aumento, de oxígeno libre en la atmósfera, producido a su vez por la fotosíntesis litica del agua por parte de las cianobacterias.

Los citocromos de las oxidasas bacte-

rianas son más variados que los otros componentes del transporte de electrones, e incluyen los citocromos *a* (como en las mitocondrias), *b*, *o* y *cd*. Muchas bacterias tienen los dos citocromos *a* y *o*, y otras, los dos *a* y *cd*. Además, como ha indicado Kamen, los citocromos bacterianos *c*₂ exhiben generalmente buena reactividad con la reductasa mitocondrial, pero pobre con la oxidasa de esta procedencia. Esto es ciertamente lo que cabría esperar si la reductasa fuera una herencia evolutiva común, mientras que las oxidasas fueran más diversas. Quizás esta diversidad refleje el tardío y añadido carácter del desvío de la oxidasa, o cortocircuito del citocromo *c* al oxígeno. Todo lo que se habría necesitado para convertir una de las versátiles Rhodospirillaceae, del tipo de *R. capsulata*, en el antecesor de alguna de las actuales bacterias respiratorias hubiera sido una delección mutacional de la parte fotosintética de la maquinaria, cuando ya la concentración de oxígeno en la atmósfera hubiera alcanzado un nivel en que la bacteria pudiera sobrevivir por respiración solamente.

Estas relaciones entre bacterias fotosintéticas y respiratorias pueden resumirse en un árbol metabólico filogenético [véase la ilustración de la página precedente], basado en todo lo que se puede saber sobre el metabolismo bacteriano comparado, y no sólo en relación con los datos de secuencia y estructura de los citocromos. El nos ayuda a hacernos comprensible lo que podemos observar acerca de estos citocromos. Ciertamente, el diagrama arboriforme nos dice más sobre las estructuras de los citocromos que lo que dichas estructuras nos permiten concluir sobre cómo construir el árbol.

Las primeras bacterias fotosintéticas que dejaron descendientes actuales fue-

ron probablemente las sulfobacterias verdes, fotorreduciendo directamente el NAD^+ a NADH con ayuda de los hidrógenos del sulfuro de hidrógeno (SH_2) y eliminando el sulfato al medio como producto de desecho. Aparentemente, dichas bacterias no poseyeron el familiar ciclo de Calvin-Benson para fijar, esto es, reducir, el dióxido de carbono y pudieron valerse, en su lugar, de algo parecido al ciclo del ácido cítrico mitocondrial operando en reverso: el ciclo reductivo de los ácidos tricarboxílicos. Algunos vecinos oportunistas, no necesariamente estrechamente relacionados, encontraron entonces el modo de explotar, como oxidante, el sulfato producido, abriendo camino al actual *Desulfovibrio*.

El ciclo de Calvin-Benson se desarrolló en la línea que condujo a las bacterias fotosintéticas purpúreas y verde-azuladas. Una vez que dispusieron de la energía suministrada por los dos fotocentros, los antecesores de las bacterias verde-azuladas (cianobacterias) fueron capaces de reemplazar el sulfuro de hidrógeno por un reductor más débil, pero mucho más abundante: el agua. A lo largo de un periodo de tiempo de quizá mil millones de años, las cianobacterias convirtieron lentamente la atmósfera del planeta de reductora en oxidante, obligando a todas las bacterias anaeróbicas a adaptarse a la presencia de oxígeno o a retraerse a rincones que permanecían todavía sin oxígeno. La oxidación de las moléculas orgánicas con oxígeno libre es un proceso tan eficiente en la producción de energía que la respuesta general fue la de encontrar nuevos caminos para adaptar las cadenas fotosintéticas de transporte de electrones preexistentes al suministro de electrones al oxígeno.

La respiración nació no sólo una vez sino repetidamente en diferentes líneas de bacterias. Los Chloroflexaceae, las Rhodospirillaceae y las bacterias deslizantes, como *Beggiatoa* y *Leucothrix*, son probablemente adaptaciones respiratorias de las bacterias fotosintéticas verdes, purpúreas y verde-azuladas, respectivamente. Así como las bacterias deslizantes parecen ser cianobacterias que han perdido su capacidad fotosintética, así también surgieron muchas de las bacterias respiratorias a partir de antepasados de las Rhodospirillaceae por pérdida de la fotosíntesis. Entre éstas se encuentran los pseudomonas, *Paracoccus denitrificans* y los antecesores de las mitocondrias de los eucariotas. Philip John, de la Universidad de Reading, y Frederick R. Whatley, de la Universidad de Oxford, han sugerido, sobre la base de muchos tipos de pruebas, que *Paracoccus* es, con toda verosimilitud, el probable antecesor de las mitocondrias; la

tabla de secuencia muestra que el *Paracoccus* c₅₅₀ se parece mucho al c₂ de *Rhodopseudomonas spheroides* y de *R. capsulata*, los cuales tienen una maquinaria respiratoria muy similar a la de las mitocondrias. En estas dos especies quizá podemos ver nuestros propios antepasados metabólicos. Si esto fuera cierto, la conclusión es una reflexión seria: los seres humanos somos los descendientes metabólicos de una bacteria fotosintética purpúrea defectuosa.

¿Cuál de las tres clases de citocromos *c* de distinto tamaño es la más antigua: la S y S*, la M o la L? Es decir, ¿ha implicado la evolución del citocromo *c* el acortamiento de una molécula antecesora más grande o el aumento de tamaño de una menor? Las cadenas cortas, como las del grupo S, se presentan ampliamente distribuidas en el árbol evolutivo: en *Desulfovibrio*, *Chlorobium*, cianobacterias, Rhodospirillaceae y respiratorias no-fotosintéticas. En contraste, las moléculas más grandes se encuentran únicamente en las bacterias purpúreas y en las respiratorias que se originaron de ellas. En consecuencia, hay que considerar que los citocromos S y S* son probablemente más parecidos al antecesor común; las inserciones en varios sitios de la superficie de la molécula serían, por tanto, desarrollos posteriores que ocurrieron sólo en una rama de bacterias.

Esto es simplemente un ejemplo de lo que se puede saber acerca de la historia remota de la vida a través del examen de datos moleculares. Lo mismo podría repetirse, en principio, con cualquier otra proteína que todos estos organismos tuvieran en común. Podría ser que, en el caso de algunas proteínas, el archivo evolutivo de las bacterias se haya visto revuelto por transmisión lateral de genes entre otras especies no relacionadas (aunque todavía no pueda sacarse esta conclusión de los datos hasta ahora asequibles); si ello fuera así, estos casos emergerían como anomalías en el registro y quedarían reconocidos cuando se hubiesen examinado suficientes proteínas. También puede haber ocurrido que las transferencias de genes ligados haya servido para introducir la respiración en líneas de bacterias que nunca tuvieron antepasados fotosintéticos. Tales detalles habrán de ser probados o refutados. Queda el hecho de que la cantidad de información potencialmente asequible de los datos moleculares es al menos superior en un orden de magnitud a la que han tenido a su disposición los taxonomistas clásicos, y esta nueva fuente de datos ha empezado sólo a explotarse.

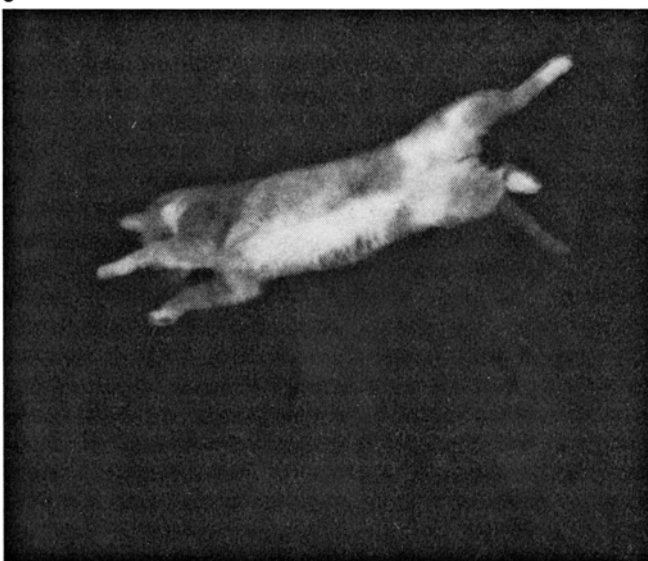
1



2



3



4



5



6



GATO VOLTEANDO EN EL AIRE, mostrado en esta secuencia fotográfica. El gato gira sobre sí mismo en un octavo de segundo en una caída libre de 1,2 metros que dura medio segundo. El experimentador que sostiene el gato lo deja caer con momento cinético nulo. Ya que la resistencia del aire es despreciable, no intervienen pares de fuerzas exteriores durante el des-

censo. En ausencia de pares se conserva el momento cinético de un cuerpo, de modo que el momento cinético del gato se mantiene en el valor nulo durante toda la caída. Sin embargo, el gato es capaz de girar en vuelo pues un cuerpo no necesita moverse rectilíneamente para tener un momento cinético nulo, tal como se explica en la ilustración inferior de la página 97.

Física del salto mortal y del salto en tirabuzón

Los nadadores saltando desde el trampolín, los gimnastas, los astronautas y los propios gatos pueden realizar en vuelo rotaciones que aparentan violar la ley de conservación del momento cinético aunque, en realidad, mantiene su validez

Cliff Frohlich

En ausencia de fuerzas exteriores, la cantidad de movimiento de un cuerpo (o sea el producto de la masa por la velocidad) se conserva. De modo análogo, en ausencia de pares de fuerzas, el momento cinético de un cuerpo se mantiene constante. El momento cinético, denominado también momento angular, desempeña en las rotaciones un papel análogo al que la cantidad de movimiento tiene en el movimiento rectilíneo. Aunque se trata de un concepto simple, si se aplica mal resultan paradojas. Si se deja caer de espaldas un gato, da media vuelta en la caída libre en una fracción de segundo y se posa sobre sus pies. Análogamente, cuando un saltador experto se lanza desde un trampolín puede iniciar el salto mortal y moverse en tirabuzón bastante después de haber dejado el trampolín. Tanto el gato como el nadador tienen, al principio, momento cinético nulo. ¿Cómo pueden girar en vuelo sin violar la ley de conservación del momento cinético? Vamos a ocuparnos con algún detalle del salto mortal y del salto en tirabuzón para analizar el concepto de momento cinético.

Los nadadores, al saltar del trampolín, consiguen de una manera rutinaria que sus cuerpos giren en el espacio. Los ejercicios básicos constituyen los saltos mortal y en tirabuzón. En el primero, el cuerpo gira cabeza sobre pies alrededor de un eje transversal que pasa por la cintura y que va de un lado a otro. En el tirabuzón el cuerpo se mueve como un tornillo en su tuerca (movimiento helicoidal): gira alrededor de un eje longitudinal que va de los pies a la cabeza.

Casi todos los saltos más complicados son o bien saltos mortales múltiples o bien combinaciones de saltos mortales y

en tirabuzón. Un buen nadador puede ejecutar hacia delante un salto mortal de tres vueltas y media, lo que supone una rotación de 1260 grados. Otro ejercicio común consiste en un salto mortal hacia delante de vuelta y media acompañado de tres giros en tirabuzón. Los ángulos de giro correspondientes son, respectivamente, de 540 grados y de 1080 grados. Últimamente, los mejores nadadores se han arriesgado en proezas todavía más complejas: el salto mortal hacia delante de dos vueltas y media con dos giros completos en tirabuzón.

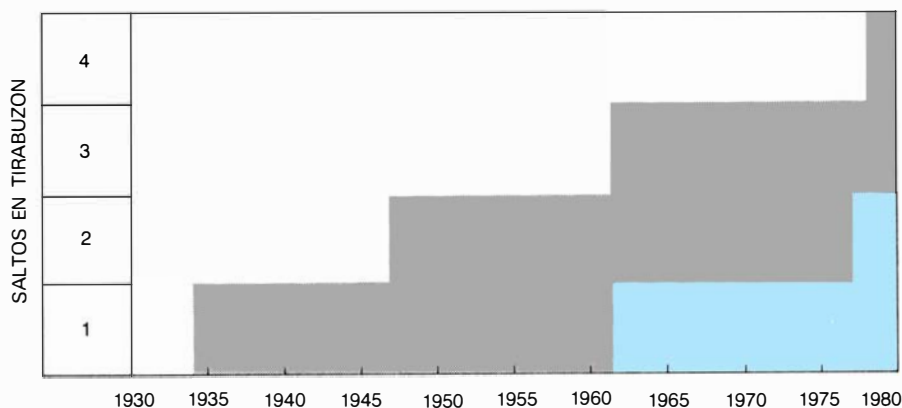
El principio de conservación del momento cinético constituye la ley física fundamental que gobierna todas las operaciones ligadas a los saltos mortales y en tirabuzón. En tales casos la resistencia opuesta por el aire es siempre despreciable, de manera que una vez abandonado el trampolín no actúa ningún par de fuerzas sobre el nadador. (Evidentemente ocurre lo mismo con un gimnasta en cuanto deja la alfombra.) Por ejemplo, en un salto mortal con dos vueltas y media hacia delante y con dos giros de tirabuzón, el momento cinético del nadador muestra un considerable valor no nulo que se mantiene constante. Esto da lugar a una paradoja. ¿Cómo pueden iniciarse en vuelo los giros en tirabuzón sin alterar el momento cinético?

Es conveniente definir de una manera precisa el momento cinético. Puede expresarse como producto de dos factores que intervienen en la rotación: uno es la velocidad angular y el otro es el momento de inercia. La velocidad angular es un vector, que se representa mediante un segmento rectilíneo con una flecha, el cual describe tanto el valor

como la dirección de la rotación. La longitud del vector representa el valor de la velocidad angular de rotación y el vector se sitúa paralelamente al eje de rotación. La colocación de la flecha en uno de los extremos permite expresar mediante un convenio si la rotación se realiza en el sentido del movimiento de las agujas del reloj o en el sentido opuesto.

Por ejemplo, cuando un nadador realiza un doble salto mortal hacia delante en el tiempo de un segundo, el valor de la velocidad angular media es de dos revoluciones por segundo. La dirección del vector velocidad angular es paralela a la del eje del salto mortal y la punta de la flecha está a la izquierda del nadador. De modo análogo, cuando se realiza un salto en tirabuzón, la velocidad angular está representada por una flecha, cuya dirección va desde los pies a la cabeza si el giro es hacia la izquierda. Si el ejercicio constituye una superposición de saltos mortales y en tirabuzón, el vector velocidad angular resultante es la suma del vector velocidad angular correspondiente al tirabuzón más el vector velocidad angular que representa el salto mortal. (La suma de dos vectores A y B es un nuevo vector que tiene por origen el de B y cuya punta de la flecha coincide con la de A . La adición vectorial es conmutativa: A más B es igual a B más A .)

El momento de inercia de un cuerpo rígido respecto un eje expresa la tendencia del cuerpo a oponerse a los cambios de su velocidad angular en el movimiento en torno a este eje. Resulta obvio que los cuerpos pesados y extensos tienen momentos de inercia mayores que los cuerpos ligeros y pequeños. En efecto, la contribución de cada partícula de un cuerpo a su momento de inercia relativo a un eje es igual a la masa de la



SALTOS MORTALES HACIA DELANTE CON TIRABUZON permitidos en las competiciones oficiales con trampolín de tres metros. Se ve que las operaciones que combinan ambos tipos de salto son relativamente nuevas. La región gris representa el salto mortal hacia adelante, de vuelta y media, y la región coloreada, el salto hacia adelante de dos vueltas y media. El número de giros completos está indicado a la izquierda. Estos saltos se rigen por el principio de conservación del momento cinético.

partícula multiplicada por el cuadrado de su distancia al eje.

Por ejemplo, un hombre en la posición de "firmes" tiene un momento de inercia de unos 14 kilogramos-metro cuadrado respecto al eje del salto mortal y sólo de un kilogramo-metro cuadrado respecto al eje del tirabuzón. Aunque la masa de cada partícula es la misma en ambos casos, el momento de inercia correspondiente al salto mortal es mayor; por término medio, la distancia que separa cada partícula del eje de giro es mayor en este caso que en el del tirabuzón.

Al igual que la velocidad angular, el momento cinético es también un vector. El momento cinético total de un atleta que ejecuta a la vez un salto mortal y en tirabuzón es el vector suma del momento cinético respecto al eje del salto mortal y del momento cinético correspondiente al giro en tirabuzón. El momento cinético del salto mortal es simplemente el producto de la velocidad angular correspondiente por el momento de inercia respecto al eje del salto mortal. Del mismo modo, el momento cinético del tirabuzón es el producto de la velocidad angular correspondiente por el momento de inercia relativo al eje del tirabuzón. El vector momento cinético total de un atleta permanece constante tanto en valor como en dirección si no actúan pares de fuerzas, del mismo modo que la cantidad de movimiento de un cuerpo no varía en ausencia de fuerzas exteriores. Tal constancia constituye la esencia del contenido de la ley de conservación del momento cinético. Cuando la persona que salta se encuentra todavía en el trampolín elástico, puede adquirir momento cinético gracias a los pares de fuerzas ejercidos sobre su cuerpo, pero una vez está en el aire su momento cinético no varía.

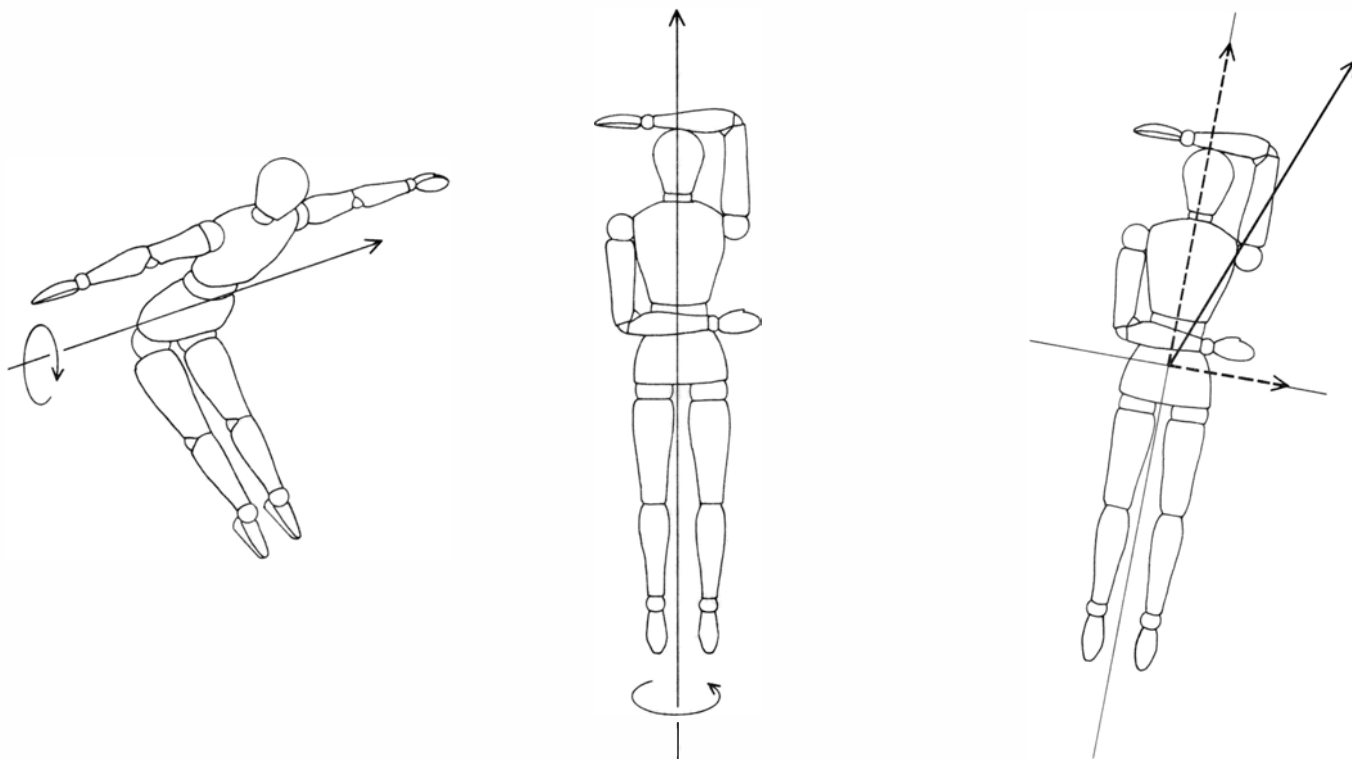
La analogía entre el momento cinético (producto del momento de inercia por la velocidad angular) y la cantidad de movimiento (producto de la masa por la velocidad lineal) no es completa. Debido a que la masa de un cuerpo permanece invariable, el que la cantidad de movimiento sea constante implica que también lo sea la velocidad lineal. Debido a que el momento de inercia puede estar sometido a cambios, un momento cinético constante no exige el que lo sea la velocidad angular. La velocidad angular y el momento de inercia varían en forma inversa siempre que su producto permanece constante.

La persona que salta no constituye un cuerpo rígido, de manera que ella misma puede variar su momento de inercia relativo al eje del salto mortal sin más que encoger o estirar su cuerpo; y para el eje del tirabuzón le basta separar o acercar sus brazos al cuerpo. Por ejemplo, en el salto mortal hacia atrás el nadador deja el trampolín con su cuerpo recto al empezar el salto. Si lo mantiene así, realizará un salto de vuelta y media antes de zambullirse en el agua. Pero si se encoge en forma de bola, recogiendo sus brazos y piernas, girará mucho más de prisa y el salto mortal podrá ser, por lo menos, de dos vueltas y media. Al encogerse, su momento cinético permanece constante tanto en importe como en dirección, pero su velocidad angular se hace cerca de cuatro veces mayor pues el momento de inercia respecto al eje del salto queda dividido aproximadamente por cuatro. En dicho salto mortal el vector velocidad angular no cambia de dirección, pero sí de magnitud. Dicho vector permanece paralelo al momento cinético del deportista.

Sin embargo, no siempre el vector ve-

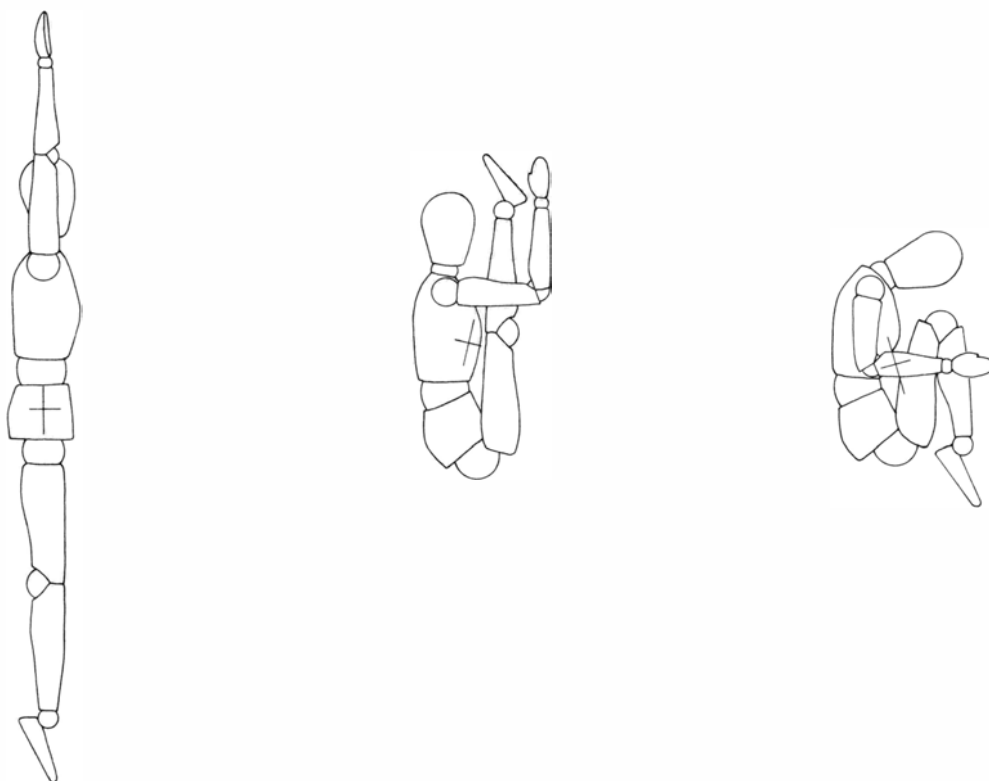
locidad angular se conserva paralelo al vector momento cinético. Si la rotación se realiza alrededor de un eje que no coincide con uno de simetría del cuerpo (tal como el eje del salto mortal o el del giro en tirabuzón), el vector velocidad angular y el vector momento cinético tienen direcciones distintas. Supongamos que el nadador está realizando, además de un salto mortal, un giro en tirabuzón. Su momento cinético total será la suma de la velocidad angular del salto mortal multiplicada por el momento de inercia correspondiente y de la velocidad angular del movimiento en tirabuzón multiplicada por el momento de inercia respecto a su eje de giro. Ya que ambos momentos de inercia no son iguales, el vector velocidad angular resultante y el vector momento cinético total apuntan a direcciones diferentes. Naturalmente, lo que permanece constante es tanto el valor o importe como la dirección del momento cinético total, cualesquiera que sean los movimientos realizados por el deportista. La falta de paralelismo entre velocidad angular y momento cinético nos pone de relieve otra diferencia entre los movimientos de rotación y lineal. En el caso lineal, el vector velocidad y el vector cantidad de movimiento son siempre paralelos.

Cabe que, mientras esté saltando, nuestro deportista cambie tanto el momento cinético relativo al salto mortal como el momento cinético correspondiente al tirabuzón con tal que su suma, el momento cinético total, permanezca constante en dirección y magnitud. En un salto mixto, mortal y en tirabuzón, el nadador empieza por ejecutar un salto mortal ordinario, en el cual tanto la velocidad angular como el momento cinético tienen la dirección del eje del salto. Para dar a su cuerpo el movimiento en tirabuzón, "tira", simultáneamente, su brazo derecho hacia abajo y su brazo izquierdo hacia arriba manteniendo ambas extremidades anteriores en el plano del cuerpo. Esto motiva que su cuerpo gire unos pocos grados en el sentido de las agujas del reloj (mirando desde delante). Con ello el eje del salto mortal ya no es paralelo al momento cinético total. Es decir, el momento cinético del salto mortal tiene ahora una dirección distinta de la de su momento cinético inicial. Como consecuencia, el cuerpo del nadador inicia el movimiento en tirabuzón al que corresponde un momento cinético tal que, sumado con el momento cinético del salto mortal, da un momento cinético que en conjunto es igual al momento cinético inicial.



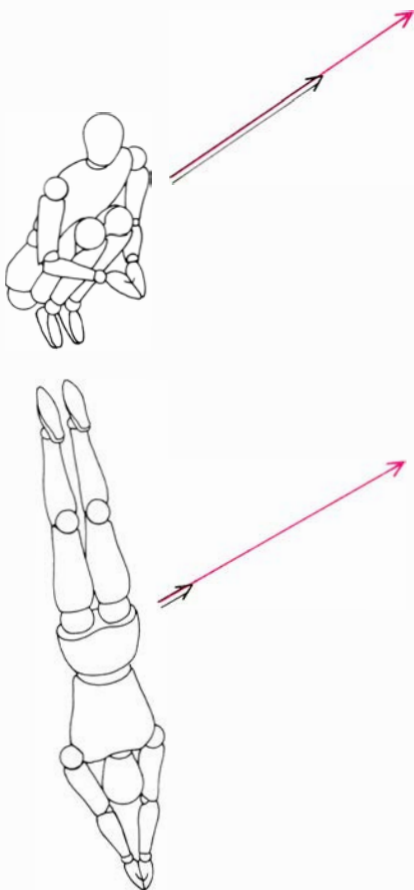
SALTOS MORTALES y saltos en tirabuzón. Constituyen las operaciones básicas presentes en la mayoría de saltos más complicados que se realizan en las competiciones. En el salto mortal (*izquierda*) el cuerpo gira cabeza sobre pies en torno a un eje transversal que va desde su derecha a su izquierda a través de la cintura. En el tirabuzón (*centro*), el cuerpo gira en vuelo en torno a un eje longitudinal que va desde los pies hacia la cabeza.

Cuando se realizan a la vez movimientos en tirabuzón y saltos mortales (*derecha*), la velocidad angular total (*flecha continua*) es el vector suma de la velocidad angular del salto (*flecha corta de trazos*) y la velocidad angular del tirabuzón (*flecha larga de trazos*). El vector velocidad angular del tirabuzón es tres veces más largo que el vector velocidad angular del salto mortal debido a que se gira en tirabuzón con una velocidad angular que es triple.

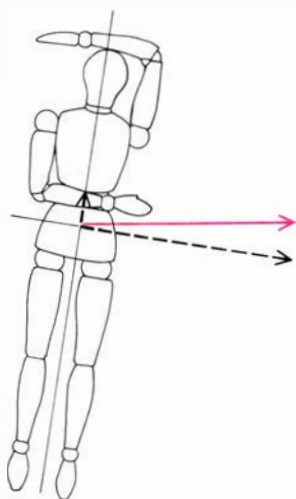


MOMENTO DE INERCIA de un cuerpo respecto un eje. Constituye una medida de la tendencia del cuerpo a oponerse a los cambios de velocidad angular en torno a dicho eje. Es tanto mayor cuanto más alejada del eje está la masa del cuerpo. El momento de inercia de un hombre respecto al eje del salto mortal (*izquierda*) es máximo cuando su cuerpo está estirado. El momento de inercia es más pequeño cuando su cuerpo está flexado por la

cintura en forma de pico (*centro*). El momento de inercia es mínimo cuando su cuerpo está encogido por flexión tanto de la cintura como de las rodillas (*derecha*). El momento de inercia para el salto mortal vale 19,8 kilogramos-metro cuadrado cuando el cuerpo está derecho; $5,9 \text{ kg} \times \text{m}^2$ cuando el cuerpo adopta forma de pico; y $3,8 \text{ kg} \times \text{m}^2$ con el cuerpo encogido. El momento de inercia del eje de tirabuzón con el cuerpo derecho es de 1,1.



AL ENDEREZARSE a partir de una posición encogida, la velocidad angular del saltador (*flecha de trazo negro*) se reducirá a la quinta parte debido a que su momento de inercia se hace cinco veces mayor en la posición estirada que en la posición encogida. La velocidad angular y el momento de inercia se encuentran en razón inversa, pues su producto, que constituye el llamado momento cinético (*color*), permanece constante.



VECTOR MOMENTO CINETICO (*flecha en color*) de un atleta que realiza un salto mortal en tirabuzón. Este vector es la suma del momento cinético del salto mortal (*flecha larga de trazos*) y el momento cinético del tirabuzón (*flecha corta de trazos*). Debido a que los momentos de inercia respecto al eje del salto mortal y al eje del tirabuzón no son iguales, el vector momento cinético puede no ser paralelo al vector velocidad angular.

Cualquier movimiento del cuerpo, no necesariamente de los brazos, iniciará el tirabuzón si hace que el eje del salto mortal se desvíe de la dirección del vector momento cinético total. Para detener el movimiento en tirabuzón, el nadador debe mover sus brazos o alguna parte de su cuerpo de modo que se restablezca la coincidencia en dirección entre el eje del salto mortal y el vector momento cinético total. Se habla entonces de tirabuzones con momento cinético, pues solamente pueden realizarse en caso de que tuviera ya el deportista cierto momento cinético previo.

Esto último ha dado motivo a serias confusiones. Para comenzar en vuelo un movimiento en tirabuzón, el nadador sólo necesita poseer un momento cinético inicial que puede tener cualquier dirección. No es preciso que cuando deja la palanca esté ya iniciado el movimiento en tirabuzón. Algunos autores olvidan que los vectores momento cinético y velocidad angular pueden no ser paralelos, y sostienen erróneamente que es imposible que un nadador se mueva en tirabuzón si no lo hace ya cuando deja el trampolín. George Eaves, de la Universidad de Leeds, propuso en 1969 una explicación incorrecta en su tratado sobre la física de los saltos de trampolín.

George Eaves afirmaba que un atleta podía iniciar en vuelo un movimiento en tirabuzón, aunque, para mantenerlo, se exigía que moviera incesantemente sus piernas respecto a su torso. Del examen de filmes de saltos de trampolín tomados con una cámara de alta velocidad, así como a partir de consideraciones teóricas, hemos podido establecer que los nadadores no tienen que mover sus piernas para mantener el movimiento en tirabuzón y que pueden empezar a realizarlo bastante después de haber dejado el trampolín. En los campeonatos de natación al aire libre celebrados en 1979 en Estados Unidos nueve deportistas ejecutaron saltos en los cuales se dieron dos vueltas y media de salto mortal y dos de giro en tirabuzón, iniciando estos últimos solamente después de haber dado una vuelta y media de salto mortal.

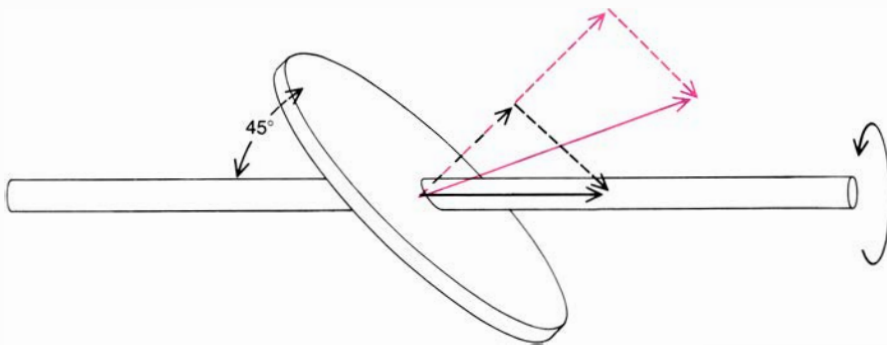
Gran parte de la confusión reinante en la física de los saltos de trampolín procede de que los saltos mortales compuestos con tirabuzón constituyen una operación relativamente reciente. El salto mortal hacia delante de vuelta y media, acompañado de un giro de tirabuzón, se admitió en competición por primera vez en 1934. Los estudios acerca del mecanismo del salto mortal

con tirabuzón fueron raros antes de 1950, fecha en que empezaron a generalizarse los saltos con varios giros de tirabuzón. Todavía subsisten en ciertos escritos sobre ese tipo de saltos las primitivas hipótesis erróneas acerca del mecanismo de los tirabuzones.

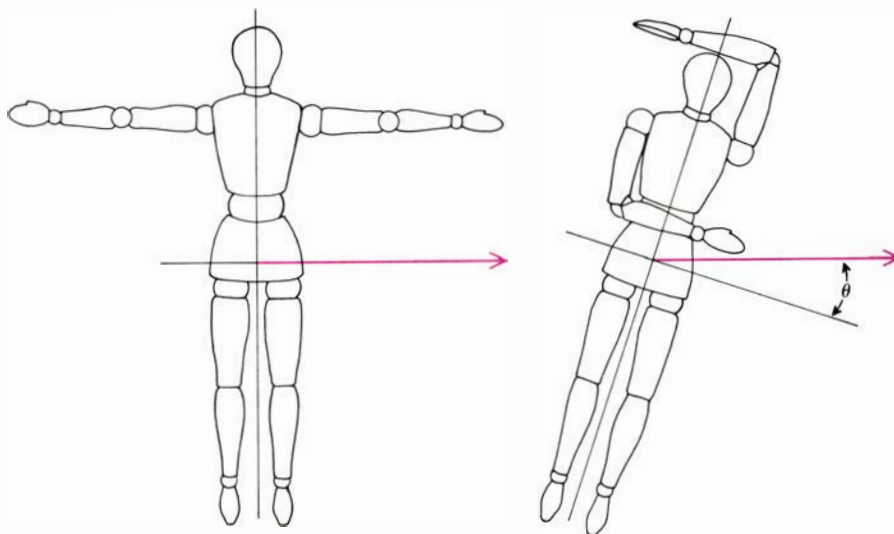
Otra causa de las ideas erróneas en la física de los saltos de trampolín reside en que algunas veces el salto mortal acompañado de tirabuzón empieza ya cuando el atleta todavía está en contacto con el trampolín, aunque a menudo tal inicio se realiza en vuelo. Llamaremos "tirabuzón pareado" a un tirabuzón que procede enteramente de pares de fuerzas aplicados al nadador por el trampolín. En los saltos mortales hacia atrás con tirabuzón el nadador tiende a comenzar el tirabuzón en el mismo trampolín, pues la maniobra para iniciarlo en vuelo resulta menos eficaz que en el caso del salto hacia delante.

La velocidad del giro en tirabuzón depende del ángulo θ que forman el eje del salto mortal y el momento cinético durante el movimiento en tirabuzón. En el salto mortal hacia atrás, el cuerpo del deportista está casi erecto. Al extender sus brazos para iniciar el tirabuzón hace que el ángulo θ sea de unos once grados, lo que motiva que su cuerpo dé tres giros de tirabuzón por cada salto mortal. En el salto hacia delante, el cuerpo del atleta está en forma de pico, es decir, doblado por la cintura. Al "lanzar" sus brazos, el ángulo θ será superior a once grados, pues su momento de inercia en la nueva posición inicial es más pequeño que en la posición erecta. Para un ángulo θ de veinte grados, el nadador dará giros en tirabuzón a razón de cinco vueltas y media por cada salto mortal cuando inicia el salto en posición encorvada. En el salto mortal hacia atrás pueden realizarse giros en tirabuzón con ritmos semejantes si intervienen pares ejercidos por el trampolín, con los cuales se inicie el movimiento en tirabuzón.

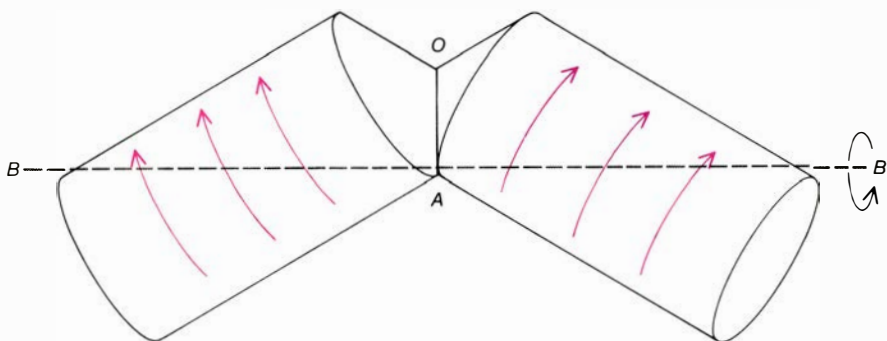
Al principio del artículo nos preguntábamos por qué un gato o un deportista podían moverse en tirabuzón a mitad del vuelo si habían partido con momento cinético nulo. El mecanismo que hemos bosquejado se aplica solamente a cuerpos que poseen momento cinético, el cual permanece constante aunque pueden realizarse diferentes tipos de rotación (por ejemplo, saltos mortales y tirabuzones) en el transcurso de una sola operación. Pero incluso un gato o un hombre con momento cinético nulo pueden efectuar cierto número de tirabuzones y saltos mortales debido a que



DISCO COLOCADO OBLICUAMENTE EN UN ÁRBOL GIRATORIO. Se ve que el vector velocidad angular (trazo negro seguido) y el vector momento cinético (trazo coloreado seguido) pueden no ser paralelos. La velocidad angular puede considerarse formada por una componente según el eje de simetría del disco (negro a trazos) y una componente paralela a la cara del disco (negro a trazos). El momento de inercia del disco respecto su eje es el doble del momento de inercia respecto el eje paralelo a la cara del disco. Debido a esto, el valor de la componente del momento cinético respecto el eje de simetría del disco (color a trazos) es el doble del valor de la componente paralela a la cara del disco (color a trazos). Si el árbol y el disco giran, el vector momento cinético total (trazo coloreado seguido) describe una superficie cónica. El cambio continuo de dirección de este vector requiere que el disco se halle sometido a un par de fuerzas que son ejercidas por los cojinetes que sostienen el árbol giratorio.



TIRABUZONES CON MOMENTO CINÉTICO. En ellos el deportista abandona el trampolín con un momento cinético no nulo, la velocidad angular del tirabuzón (ω_T) es igual a la velocidad angular del salto mortal (ω_S) multiplicada por la razón entre el momento de inercia relativo al eje del salto mortal (I_S) y el momento de inercia (I_T) respecto al eje del tirabuzón multiplicado por el seno del ángulo θ que forman el eje de salto mortal (línea negra) y el vector momento cinético (línea en color). De otro modo, ω_T es igual a $\omega_S (I_S/I_T) \sin \theta$. Esto significa que, para aumentar la velocidad del tirabuzón, el atleta debe separar los brazos y cabeza para aumentar el ángulo θ . (Estas ilustraciones son de Patricia Wynne.)



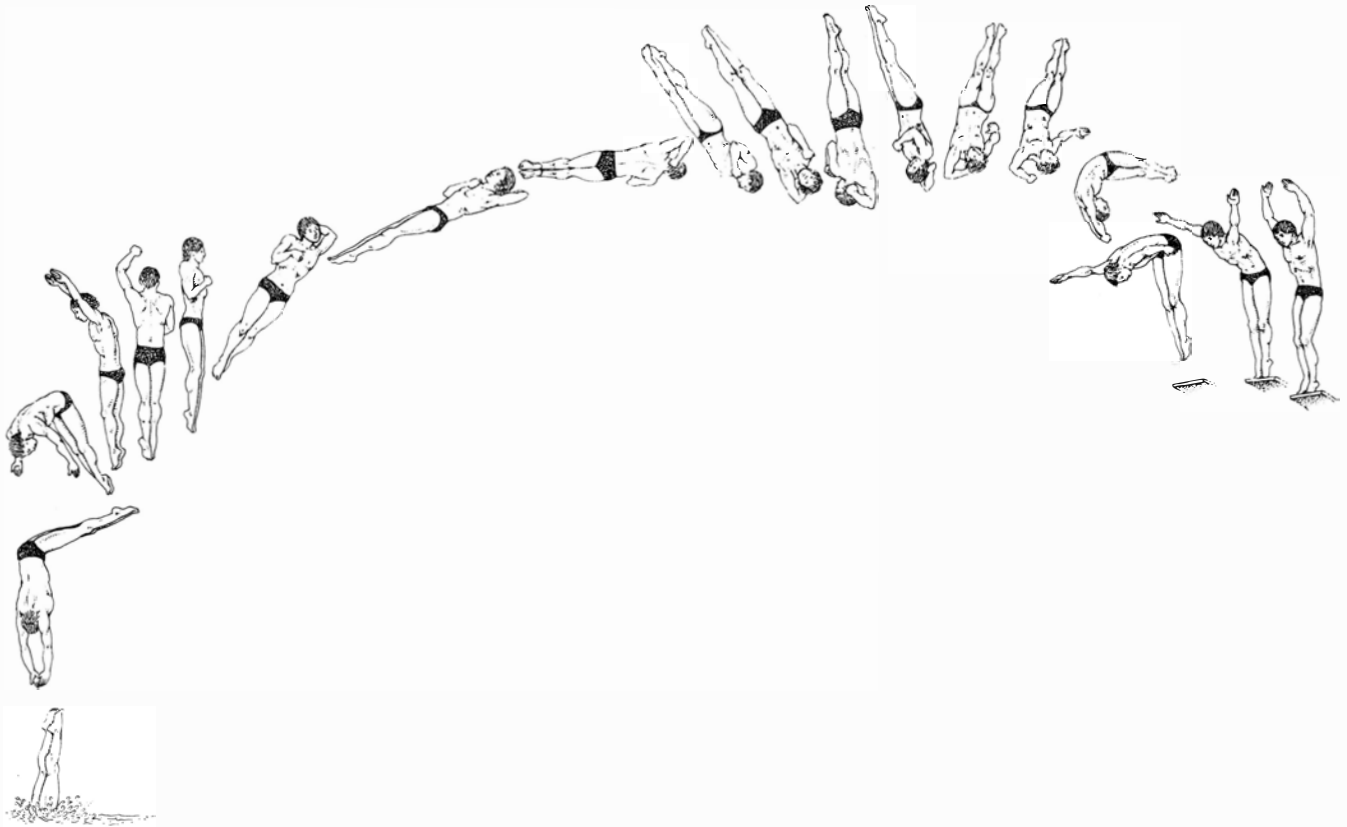
“TIRABUZONES DE GATO”. En ellos un gato, o un hombre con momento cinético nulo, voltean sobre sí mismos en la caída libre. En principio pueden conseguirse incluso si el cociente entre los momentos de inercia de la parte superior y la inferior del cuerpo no varía en el curso del volteo. Esta clase de tirabuzón se comprende mejor si se considera que el cuerpo está formado por dos cilindros rígidos con conos en sus extremos. Los conos están unidos de suerte que los cilindros puedan rodar sin deslizamiento a lo largo de su línea de contacto (OA). Cada cilindro tiene momento cinético pues está girando en torno a su eje de revolución. Para que el momento cinético total pueda conservar el valor nulo, el cuerpo debe girar en dirección opuesta en torno a BB' . Las flechas dan la dirección de rotación.

un cuerpo puede tener un momento cinético nulo sin necesidad de estar en reposo.

Por ejemplo, un hombre puede tener momento cinético nulo si gira sus brazos y la parte superior de su cuerpo hacia la derecha mientras la parte inferior lo hace hacia la izquierda. Para que se conserve el momento cinético, la parte de su cuerpo que tiene el menor momento de inercia necesita girar más deprisa, pues el momento cinético es igual a la velocidad angular multiplicada por el momento de inercia. Por no ser rígido, el cuerpo humano puede moverse en tirabuzón variando a voluntad el cociente entre los momentos de inercia de las partes superior e inferior de su cuerpo. A diferencia de los movimientos en tirabuzón con momento cinético de la mayoría de saltos mortales, los tirabuzones sin momento cinético solamente persisten cuando la parte superior del cuerpo se mueve respecto a la parte inferior. Si el deportista mantiene rígido su cuerpo, cesa inmediatamente el movimiento en tirabuzón.

En principio es posible que un hombre o un gato ejecuten tirabuzones de momento cinético nulo (“tirabuzones de gato”) sin variar el cociente entre los momentos de inercia de las partes superior e inferior de su cuerpo. Este tipo de tirabuzón se comprende mejor si se considera que el cuerpo está formado por dos cilindros rígidos unidos por sus extremos [véase la ilustración inferior de esta misma página]. Si el cuerpo no está enderezado sino flexado de manera que los ejes de los cilindros formen entre sí un ángulo, digamos de 90 grados, el movimiento en tirabuzón es posible. Si el cilindro superior gira hacia la derecha en torno a su eje, el cilindro inferior debe moverse hacia la izquierda para conservar el momento cinético igual a cero. De modo semejante, si el cilindro inferior gira hacia la derecha el superior deberá hacerlo hacia la izquierda. Si ambos cilindros giran hacia la derecha en torno a sus ejes respectivos, todo el cuerpo deberá girar hacia la izquierda para mantener nulo el momento cinético. Si se eligen de modo adecuado las dimensiones de los cilindros y el ángulo que forman entre sí sus respectivos ejes, el cuerpo realizará media vuelta de tirabuzón a la izquierda cuando sus partes superior e inferior efectúen un giro análogo a la derecha. De nuevo, el movimiento en tirabuzón cesa en cuanto el cuerpo se vuelve rígido.

Sigue abierta la cuestión de si, en la práctica, los gatos y los atletas nadado-



SALTO MORTAL de vuelta y media hacia delante con tres giros en tirabuzón. Constituye una operación en la que el nadador abandona el trampolín con un cierto momento cinético. Al dejar el trampolín, el nadador realiza un salto mortal sin tirabuzón, de modo que la velocidad angular y el momento cinético son vectores de direcciones paralelas entre sí. Para iniciar el tirabuzón, el atleta mueve brazos y cabeza hasta que su eje de salto mortal ya

no es paralelo al vector momento cinético. Su cuerpo debe moverse en tirabuzón para conservar el momento cinético. Hacia el final, mueve sus brazos de manera que su eje de salto mortal vuelva a ser paralelo al vector momento cinético. Esto detiene en el acto el movimiento en tirabuzón. Esta ilustración se basa en una película tomada por el autor en 1979 durante los campeonatos de saltos de trampolín al aire libre, celebrados en Decatur.



SALTO MORTAL DE DOS VUELTAS Y MEDIA hacia delante con dos giros en tirabuzón. Muestra claramente que los nadadores pueden iniciar en vuelo movimientos continuos en tirabuzón. En este ejercicio se ha realizado más de una vuelta de salto mortal antes de comenzar el tirabuzón.

Para mantener el movimiento helicoidal, el atleta no necesita mover sus piernas respecto a su torso. La ilustración se basa en la película tomada por el autor en los campeonatos de los Estados Unidos de saltos de trampolín al aire libre celebrados en 1979. (U. S. Outdoor Diving Championships.)

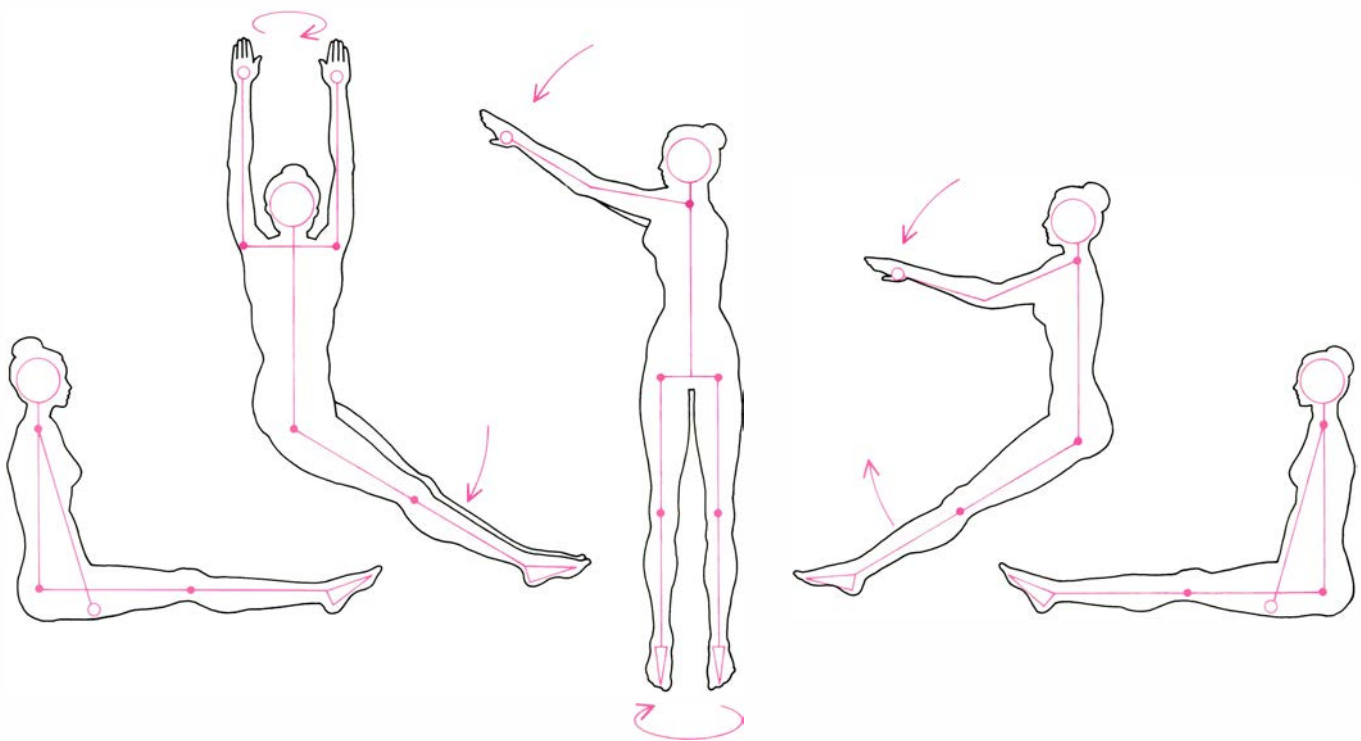
res necesitan variar el cociente entre los momentos de inercia de su cuerpo al ejecutar tirabuzones con momento cinético nulo.

Thomas R. Kane y M. P. Scher, de la Universidad de Stanford, han estudiado fotografías de gatos moviéndose en tirabuzón y han llegado a la conclusión de que los cocientes entre los momentos de inercia permanecen constantes. Donald McDonald, del Hospital de San Bartolomé de Londres, no pudo llegar a ninguna conclusión a este respecto en su estudio sobre gatos y nadadores. La mayoría de estudiosos, incluyendo al autor, piensan que en la práctica tanto los gatos como los hombres varían los cocientes entre los momentos de inercia de las partes superior e inferior de sus cuerpos modificando las posiciones de brazos y piernas.

Un hombre con momento cinético nulo no sólo ejecuta "tirabuzones de gato" al girar en torno a su eje longitudinal, sino que también realiza rotaciones en torno a su eje de salto mortal. Si mueve sus piernas de manera que imprima a la parte inferior de su cuerpo cierto momento cinético, deberá mover la parte superior de su cuerpo que se conserve igual a cero el momento cinético total. Del mismo modo que un gato que se mueve en tirabuzón, un hombre puede realizar una serie de movimientos ("acciones de encogimiento") con sus brazos y piernas que cambiarán la orientación de su cuerpo respecto su eje de salto mortal, aunque el movimiento en salto mortal se detendrá en cuanto mantenga rígido su cuerpo.

Los esfuerzos para conseguir el control del hombre sobre su propia orientación en vuelo se han centrado más en los astronautas que en los que saltan desde un trampolín o en los gimnastas. Un hombre que trabaja en un espacio sin gravedad debe poder regular la orientación de su cuerpo. Pero si parte de una posición de reposo, ¿puede adoptar una orientación cualquiera mediante unos pocos movimientos simples? La contestación es afirmativa y la física es la misma para un astronauta que para un nadador que realiza un salto, pues ambos se mueven en ausencia de pares de fuerzas.

Se deduce claramente de nuestra investigación a propósito de los saltos de trampolín que un astronauta puede orientarse en la dirección que elija realizando movimientos en tirabuzón a lo largo de su eje longitudinal como un gato y moviendo brazos y piernas (acciones de encogimiento) para conse-



“TORSION de cintura”. Es un ejercicio simple de movimiento en tirabuzón por los que saltan del trampolín, relacionado con los tirabuzones de

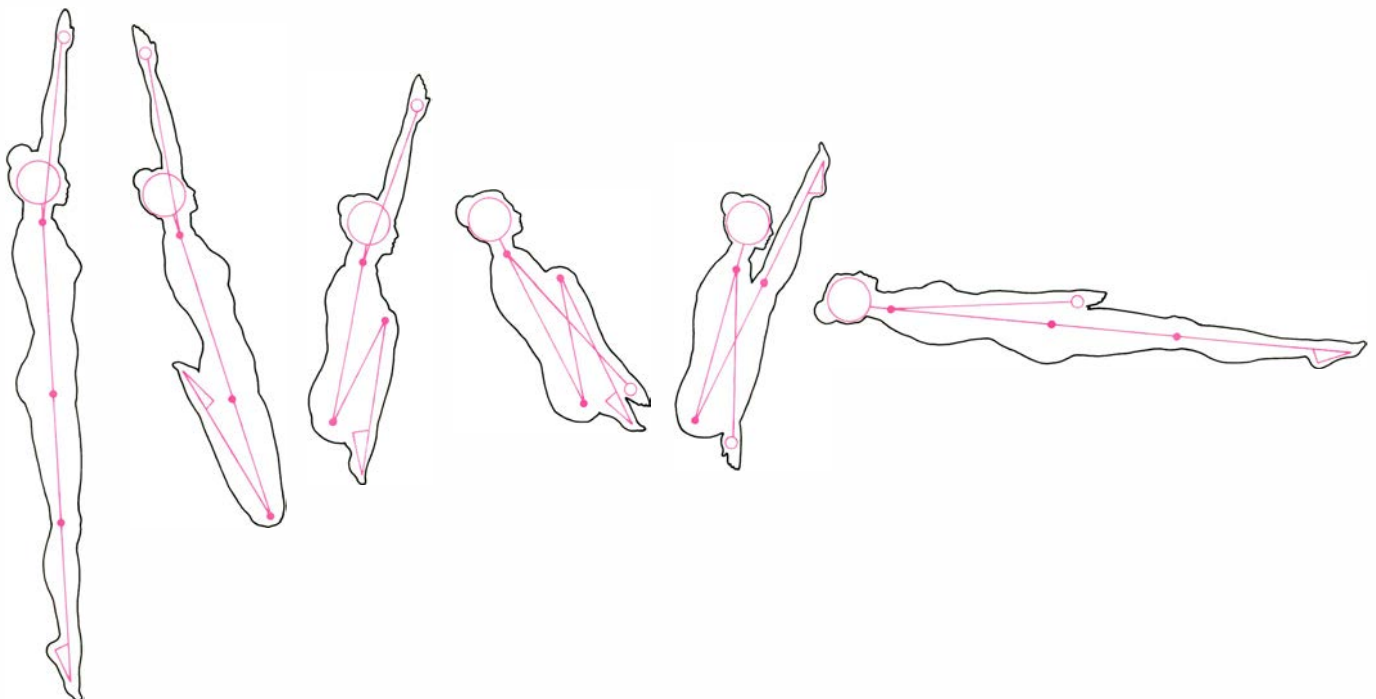
gato de momento cinético nulo. Variando el cociente entre momentos de inercia de las partes superior e inferior del cuerpo, da un giro de media vuelta.

guir un giro en torno su eje de salto mortal.

La obra de Kane y Scher demuestra que un astronauta podría regular fácilmente su movimiento, aunque los movimientos simples que recomienda son muy distintos de los que los nadadores y gimnastas ejecutarían para conseguir los

mismos cambios de orientación. Por ejemplo, sugiere que un astronauta puede girar en tirabuzón 70 grados a la izquierda moviendo primero su pierna derecha hacia delante y su pierna izquierda hacia atrás, girando luego en círculo su pierna derecha hacia la derecha y moviendo su pierna izquierda en

círculo hacia la izquierda y delante; finalmente, dirigiendo ambas piernas juntas hacia atrás. En cuanto el hombre empiece a trabajar regularmente en el espacio, conseguirá cambios de orientación de su cuerpo mediante movimientos análogos a los que realizan los nadadores y los gimnastas al saltar.



“ACCION de encogimiento”. Ejercicio a través del cual un atleta con momento cinético nulo efectúa saltos mortales. Con repetidas acciones de en-

cogimiento puede girar tanto como desea. Los astronautas adoptan la orientación preferida mediante torsiones de cintura y acciones de encogimiento.

Escarabajos cornudos

Los formidables apéndices de estos insectos parecen destinados a atravesar o a pellizcar a un adversario. En realidad, la mayoría de estos cuernos se utilizan como palanca para levantar a un rival de la misma especie

William G. Eberhard

Durante la visita del H.M.S. *Beagle* a Chile, uno de los animales más curiosos que Charles Darwin encontró fue el ciervo volante de vivos colores *Chiasognathus grandti*. Los machos de esta especie tienen unas mandíbulas muy alargadas (que se parecen vagamente a las astas de un venado), cuya configuración en forma de pinzas sugiere que les sirven de armas. Sin embargo, cuando Darwin sostuvo en su mano a uno de estos escarabajos descubrió que dichos cuernos no podían pellizcarle la piel con fuerza suficiente para causarle dolor. Si los cuernos no servían como armas para pellizcar a los adversarios, ¿cuál era su función? Esta pregunta plantea un rompecabezas evolutivo que ha desconcertado a los biólogos a lo largo de más de un siglo.

En muchas especies distintas de escarabajos se encuentran cuernos de una gran variedad de formas y tamaños. ¿De qué manera evolucionaron los escarabajos cornudos? Para expresarlo de otro modo, ¿qué ventaja selectiva confieren los cuernos? Andando el tiempo, Darwin llegó a la conclusión de que los cuernos servían para impresionar a las hembras, que presumiblemente elegían por pareja a aquellos machos que los tienen más complicados o mayores. Más recientemente, algunos biólogos han supuesto que estas estructuras funcionan como armas, aumentando la capacidad reproductora de los escarabajos que las poseen a través de su papel en la lucha intraespecífica. Y otros han sugerido que los cuernos sirven de utensilios excavadores, como defensa contra los depredadores o, simplemente, como un depósito del exceso de peso corporal.

Gilbert J. Arrow, en su libro *Horned Beetles: A Study of the Fantastic in Nature* (Escarabajos cornudos, un estudio de lo fantástico en la naturaleza), aventura otra hipótesis. En este libro, que es hasta la fecha la obra más completa sobre el tema, Arrow sostiene que los cuernos de los escarabajos carecen de función, y que su evolución se halla li-

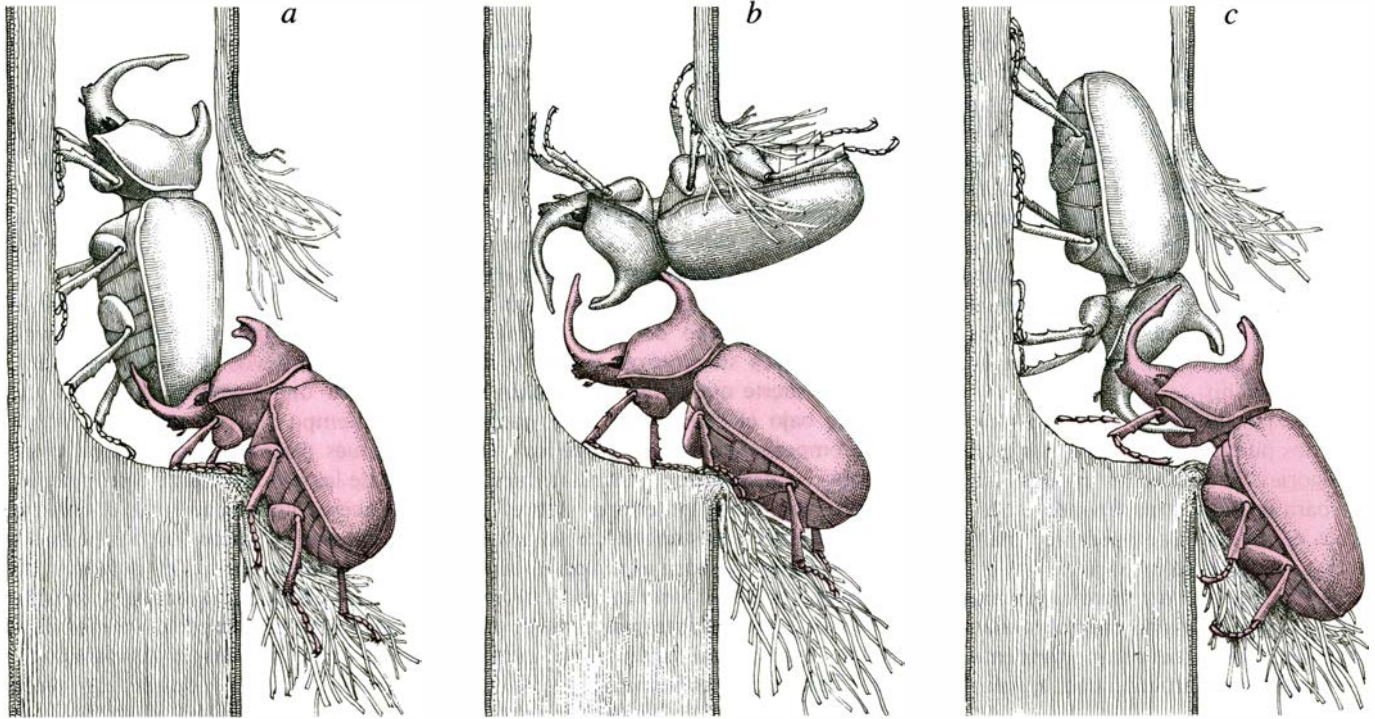
gada de alguna manera a la del aumento de tamaño del cuerpo. Esta hipótesis, que implica que la evolución de los cuernos en los escarabajos se ha vuelto loca, liberándose de las restricciones que impone la selección natural, es inaceptable para la mayoría de biólogos evolucionistas, pero hasta fecha muy reciente no había manera de refutarla porque los escarabajos cornudos casi nunca habían sido estudiados en la naturaleza. Sólo en esta última década estas especulaciones "de café" sobre la función de los cuernos de los escarabajos han empezado a ser sustituidas por conclusiones sacadas de la acumulación de observaciones cuidadosas de los escarabajos cornudos en sus ambientes naturales (o casi naturales).

Estos estudios recientes han explorado la morfología funcional de los cuernos de los escarabajos, intentando asignarles funciones con el fin de explicar por qué en una determinada especie se desarrolló una forma particular. Estas asignaciones se hacen a partir de una serie de criterios distintos. Los observadores van en busca de aplicaciones de los cuernos repetidas y relativamente estereotipadas en situaciones en las que su utilización efectiva implique beneficios biológicamente significativos, y también comprueban si el diseño de los cuernos parece compatible con los requerimientos mecánicos de la tarea a la que se aplican. A través de esfuerzos de este tipo ha empezado a surgir un nuevo marco de conocimiento de la evolución y del comportamiento de los escarabajos cornudos.

Ahora parece que la primitiva hipótesis de que, por lo general, los cuernos de estos escarabajos funcionan como armas es correcta. De hecho, en todas las especies que se han estudiado hasta el momento (un total de 17), se ha establecido que los cuernos de estos coleópteros, lejos de ser inútiles, les sirven de armas eficaces en los combates que se libran entre miembros de la misma especie por recursos críticos. Sin embargo, las maneras en que los cuernos se esgrimen en

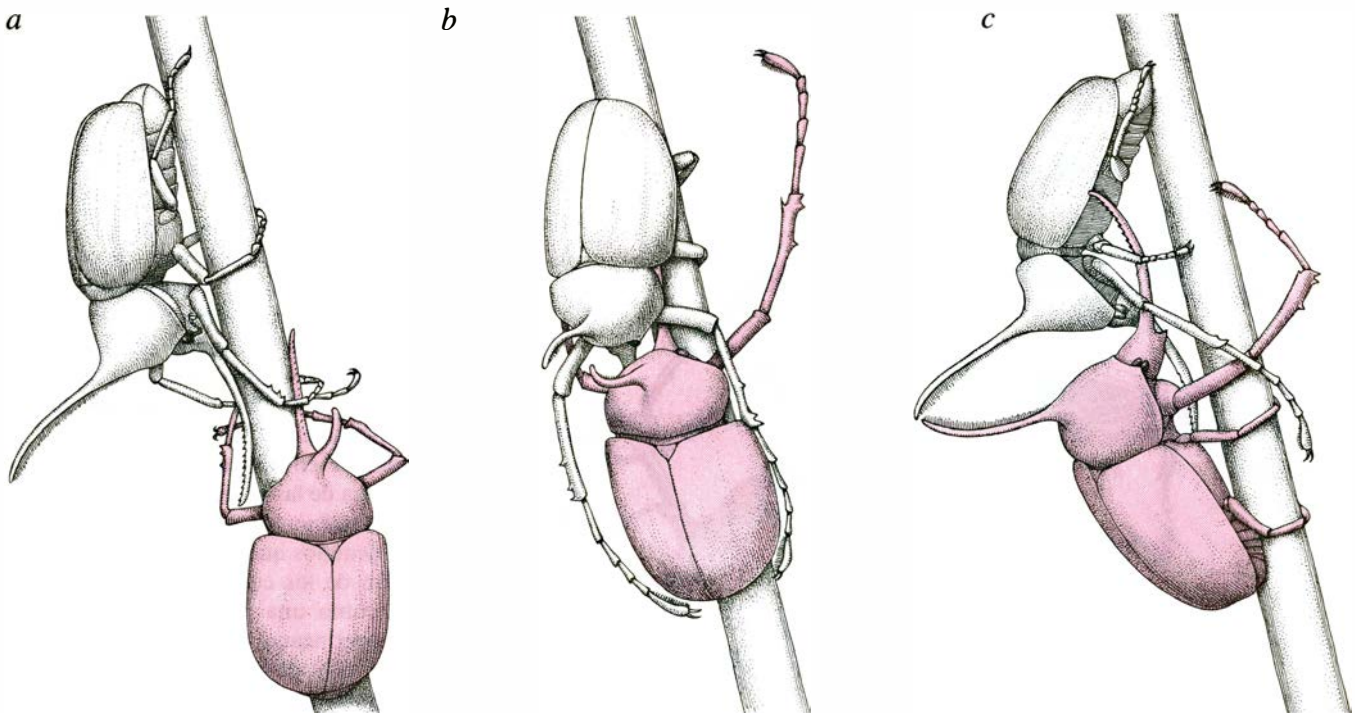
tales combates han resultado ser muy distintas de lo que se esperaba. Por ejemplo, ahora se ha determinado que el macho de *Chiasognathus grandti* suele emplear las pinzas de las que Darwin se maravillaba, no como pinzas para herir a los rivales, sino como tenazas para levantarlos y dejarlos caer desde un árbol al suelo. En las páginas que siguen voy a pasar revista a algunos hallazgos recientes sobre la función y la evolución de los cuernos en algunas otras especies de escarabajos cornudos; también comentaré algunas de las objeciones que se han hecho a la tesis de que los cuernos de estos insectos funcionan como armas.

La falta de observaciones de escarabajos cornudos vivos no es la única razón por la que los biólogos han tenido tantas dificultades a la hora de determinar la función de los cuernos. Considérese la extensa gama de tipos distintos de estructuras que pueden calificarse de cuernos. Para empezar, las diferentes partes de un escarabajo que se hallan prolongadas en cuernos incluyen la cabeza, las mandíbulas, las patas anteriores, las partes superior y frontal del protórax (el segmento del tórax situado inmediatamente detrás de la cabeza) e incluso la parte inferior del tórax y los élitros (las piezas que recubren las alas y que generalmente protegen la mayor parte de la superficie superior del abdomen). Además, la variedad de formas que estas extensiones toman es asombrosa, y van desde cuernos cefálicos únicos y patas anteriores alargadas de forma grotesca y cubiertos de espinas hasta un abanico de proyecciones en forma de lanza dirigidas hacia delante o hacia atrás y una multitud de configuraciones semejantes a pinzas, formadas bien por un par de mandíbulas alargadas, bien por un cuerno cefálico dirigido hacia atrás y que actúa contra uno o más cuernos torácicos que se curvan hacia delante. En algunas especies estos cuernos en forma de tenazas encajan con precisa exactitud, pero en otras no.



CONFIGURACION EN FORMA DE PINZAS de los cuernos de los machos del escarabajo cornudo de la especie *Podischnus agenor*; está formada por un largo cuerno que se curva hacia arriba desde la cabeza y un cuerno más corto y robusto que surge del protórax (segmento del tórax situado inmediatamente detrás de la cabeza) y se dirige hacia delante. En las luchas que se desencadenan por la posesión de las madrigueras ciegas que estos escarabajos excavan en los tallos de caña de azúcar, los cuernos se esgrimen de varias maneras estereotipadas. Cuando un macho invade la madriguera de otro, el residente puede resistir el ataque apuntalándose contra las paredes de entrada de la madriguera. En respuesta, el invasor (*color*) intenta insertar su cuerno cefálico bajo el residente y utilizarlo para levantar y desalojar a éste (*a*). Cuando el residente intenta volverse y enfrentarse al

invasor cabeza contra cabeza a la entrada de la madriguera, éste confía en su cuerno protorácico para “castigar” (y quizás intimidar) al residente, empujándolo repetidamente hacia el interior de la madriguera (*b*). Como se indica aquí, la punta en forma de media luna del cuerno protorácico del invasor encaja ajustadamente contra el protórax y los élitros (los recubrimientos alares córneos que protegen la superficie superior del abdomen de los coleópteros) del residente. En luchas de este tipo, el invasor permite, eventualmente, que el residente se dé la vuelta en la entrada del túnel y, en la confrontación subsiguiente, cabeza contra cabeza, cada escarabajo intenta esgrimir sus cuernos como pinzas para sujetar al otro (*c*). En el combate, el residente se ha alzado con la victoria y está a punto de hacer saltar al invasor del punto de apoyo en la caña y arrojarlo al suelo.



CUERNO CEFALICO LARGO Y ESTILIZADO que, junto a las patas anteriores enormemente alargadas del macho del escarabajo *Golofa porteri*, sirven de armas en las luchas por la posesión de los brotes de las plantas semejantes al bambú, alimento de esta especie en los Andes de Colombia. (Las extensiones de casi cualquier parte del cuerpo de un escarabajo, incluidas las patas y las mandíbulas, pueden considerarse como cuernos.) Cuando dos machos de esta especie se acercan uno al otro sobre un brote o, como aquí se indica, un soporte en forma de brote (*a*), cada uno

inserta su cuerno cefálico bajo el cuerpo del otro, se mantiene sobre el soporte con sus patas medias y posteriores y dobla sus largas patas anteriores alrededor del cuerpo del otro (*b*). El atacante (*color*) rastrilla con fuerza sus patas anteriores sobre las patas medias y posteriores de su contrincante, y luego, un instante después, sacude su cabeza hacia arriba para desprender al oponente del soporte (*c*). En el combate que aquí se ilustra, el atacante no tuvo éxito, pues el escarabajo atacado se afirmó con su pata posterior derecha (que no aparece visible) y no pudo ser desalojado.

Esta multiplicidad de formas siempre ha hecho que parezca poco probable que se descubra una única función para estos cuernos, en particular a la vista del hecho de que se encuentran en muchas familias de coleópteros no relacionadas y, por tanto, parecen haberse desarrollado por evolución varias veces, de manera independiente. Las observaciones recientes de escarabajos cornudos indican que, efectivamente, los métodos en que los cuernos se utilizan como armas varían mucho de una especie a otra, aunque las funciones mecánicas de los mismos pueden dividirse en dos grandes categorías. Los cuernos parecen servir ya para levantar a un oponente del sustrato de manera que pueda ser apartado más fácilmente de un recurso por el que se compete, o ya para alzar al adversario del sustrato y dejarlo caer al suelo. (La segunda forma de comportamiento se desarrolló, con probabilidad, a partir de la primera.)

Un ejemplo de escarabajo que levanta a sus oponentes utilizando los cuernos como una palanca es *Golofa porteri*, una especie de coleóptero de la familia Escarabeidos, grande, cuyo macho está dotado con un par de patas anteriores monstruosamente alargadas, un cuerno largo y delgado que surge del protórax y un cuerno más robusto de bordes aserrados que se curva hacia delante desde la cabeza. Puede encontrarse a estos escarabajos en zonas altas de los Andes de Colombia, peleándose por la posesión de un único brote de las plantas parecidas a

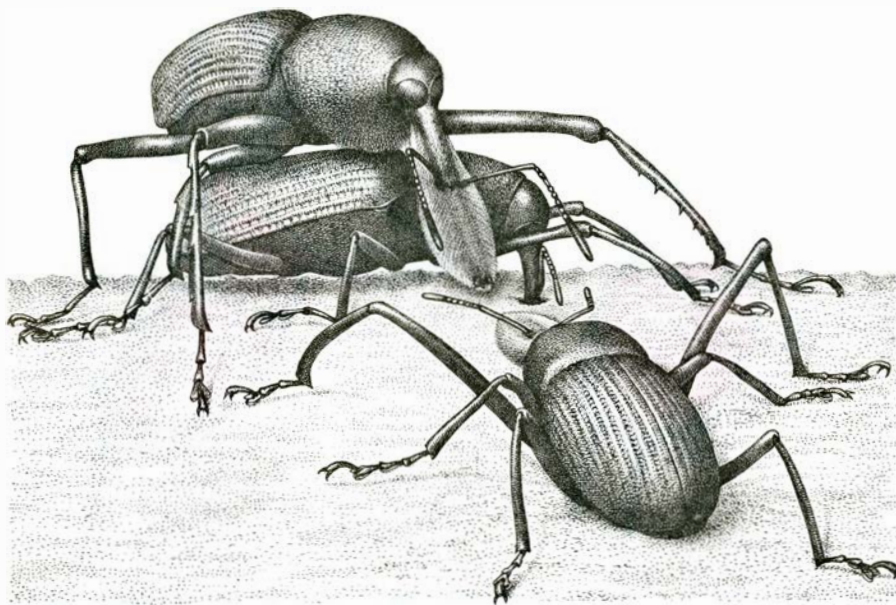
bambúes de las que se alimentan: luchas montadas sobre soportes similares en mi laboratorio de la Universidad del Valle, en Colombia, revelaron que es en estos conflictos cuando los cuernos despliegan su función.

Cuando un macho se enfrenta a otro, cada uno de ellos se sostiene sobre el soporte con sus patas medias y posteriores, dobla sus largas patas anteriores alrededor del cuerpo del otro macho y después ladea su protórax y baja la cabeza de suerte que el cuerno cefálico se inserte bajo el cuerpo del otro macho. Para empezar un ataque uno de los escarabajos entrelazados rastrilla fuertemente sus patas anteriores sobre las patas medias y posteriores de su adversario. Según parece, esta acción sirve para separar del soporte las patas del adversario, y un instante más tarde el atacante levanta rápidamente su cabeza para derribar al contrincante de su soporte. Todavía no se ha determinado la función del cuerno protorácico en esta especie.

Se ha observado un modo de comportamiento similar en los machos de la especie *Rhinostomus barbirostris*, el gorgojo barbudo. En esta especie el macho tiene el pico y las patas anteriores alargados: el pico se distingue asimismo por un espeso recubrimiento de pelos dorados. Los gorgojos barbudos machos compiten por las hembras sobre los troncos de palmeras recién caídas, donde las hembras, con su pico más corto, perforan pequeños agujeros

donde colocan sus huevos. Una vez una hembra ha depositado un huevo en el agujero del tronco del árbol, cubre la perforación con un fluido que se endurece rápidamente. La larva que eclosiona del huevo se alimenta al tiempo que perfora a través del tronco, y finalmente pupa en una celdilla cercana a la superficie de la palmera.

Los machos adultos rondan sobre los troncos en los que las hembras están poniendo los huevos. Cuando un macho encuentra una hembra, se aparea con ella al tiempo que ésta perfora el tronco, y después permanece cerca para protegerla de las acometidas de otros machos. Si se acerca un macho rival, el defensor baja su pico. Cuando los dos se hallan suficientemente cerca, el defensor dispara su cabeza hacia arriba y simultáneamente levanta la parte anterior de su cuerpo sobre sus dos largas patas anteriores, intentando asestar un golpe fuerte que haga saltar a su rival del tronco. La parte superior del pico de un macho de gorgojo barbudo se recubre de pequeñas protuberancias y pinchos que pueden servir para reducir la posibilidad de que el pico resbale cuando golpea la parte inferior del cuerpo de un contrincante, malgastando así la fuerza del golpe. (Los pelos del pico del macho no parecen intervenir en la lucha intraespecífica a no ser para mantener el contacto entre el macho y la hembra; mientras la hembra perfora y pone sus huevos, el macho la frota suave y asiduamente con su peludo pico.)



COMPETICION POR LA PAREJA entre machos del gorgojo barbudo; se desarrolla sobre el tronco de una palmera recién caída, lugar en el que las hembras perforan agujeros donde depositan sus huevos. Un macho se aparea con una hembra mientras ésta está perforando el agujero y después permanece cerca, en algunos casos poniéndose a horcajadas sobre ella, para defenderla frente a las acometidas de otros machos. Como se indica aquí, cuando un macho rival se acerca, el macho defensor baja su cabeza de manera que, con un tirón de su pico alargado, pueda echar al rival fuera del tronco.

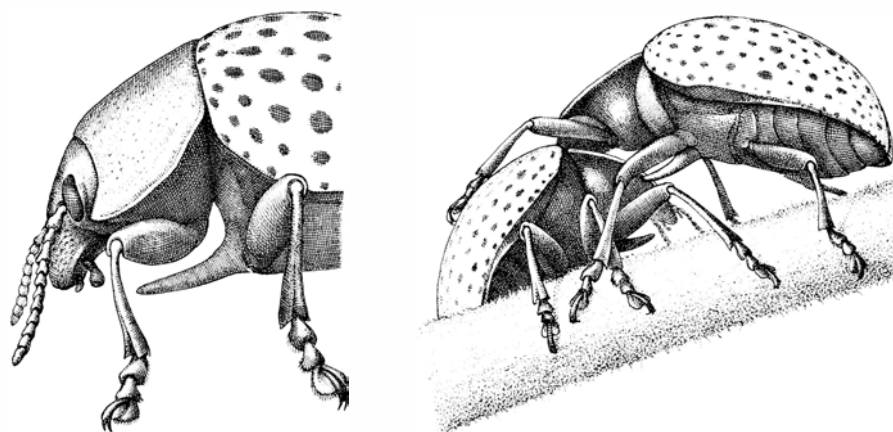
Darwin y otros investigadores no estaban de acuerdo con la hipótesis de que los cuernos funcionan como armas, y argumentaban que si los cuernos de los escarabajos sirvieran de armas en la lucha intraespecífica, sería posible encontrar perforaciones u otras marcas sobre el cuerpo de las especies cornudas, así como arañazos sobre los cuernos. Indicaban que distinguidos naturalistas, como Henry Walter Bates, no pudieron encontrar esas señales en la mayoría de las especies que examinaron. Esta situación se explica en parte por los dos ejemplos que he comentado. La aplicación de los cuernos para que funcionen como una palanca para separar a un contrincante del sustrato no es probable que deje marcas distintivas; lo mismo puede decirse del segundo cometido principal de los cuernos: levantar en peso el cuerpo de un oponente de su punto de apoyo. Buen ejemplo de escarabajo que levanta a su oponente es el escarabeido tropical *Podischnus agenor*.

El comportamiento de *P. agenor*, que habita en madrigueras del tallo de la

caña de azúcar, ha sido estudiado probablemente con más intensidad que el de ninguna otra especie de escarabajo cornudo. Se trata de una especie relativamente grande (el cuerpo mide hasta cuatro centímetros de longitud), cuyos cuernos tienen una configuración en forma de pinzas que se encuentra en muchos escarabajos cornudos: un cuerno cefálico bastante largo que se curva hacia arriba y hacia atrás y un corto cuerno protorácico que surge hacia delante. Comentaré con cierto detalle el comportamiento de la especie, porque parece probable que los modos en que este escarabajo emplea sus cuernos resultan ser típicos de muchas otras especies que viven en túneles.

El ciclo biológico de *P. agenor* comienza en la estación de las lluvias (el periodo que va de septiembre a diciembre en Colombia, donde estudié la especie), momento en el que la hembra pone sus huevos uno a uno sobre el suelo. Los escarabajos que salen de estos huevos pasan su estadio larvario bajo tierra, comiendo suelo y digiriendo su contenido en humus; también pupan allí, y emergen adultos al comienzo de la estación de las lluvias siguiente. Los machos de esta especie tienden a salir del suelo antes que las hembras, y después de localizar un cañamalar excavan madrigueras irregulares y ciegas a cierta altura de los tallos de las cañas de azúcar. Para perforar las duras fibras de la caña, los escarabajos *P. agenor* no fían en sus cuernos, sino en sus mandíbulas y en un par de pequeñas protuberancias situadas cerca de la boca, y mientras perforan se alimentan, exprimiendo el dulce jugo del tejido de la planta. Una vez la madriguera se halla bien avanzada, el macho de *P. agenor* se dedica a la tarea de buscar pareja.

El escarabajo se instala en la entrada de su madriguera durante la noche y emite una feromona, es decir, una sustancia química portadora de información, cuyo olor acre sirve, según parece, para atraer a las hembras. (El olor es tan acre que un ser humano puede olerlo a una distancia de 15 metros, de manera que también atrae a los coleopterólogos.) Si una hembra vuela hasta la madriguera en respuesta a la feromona, el macho le franquea la entrada, y en muchos casos los dos se aparean cerca de la entrada antes de que la hembra se desplace hasta el extremo ciego del túnel y empiece a alimentarse. En este momento el macho deja de emitir feromona, pero permanece por lo general cerca de la entrada de la madriguera. En cualquier momento durante todo este proceso,

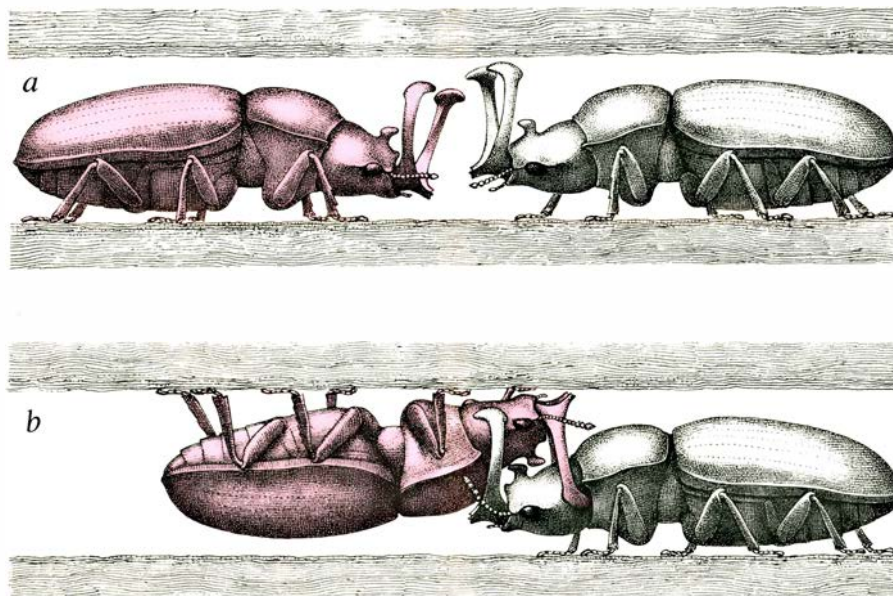


CUERNO PEQUEÑO que surge de la superficie ventral de un escarabajo que está estrechamente emparentado con la especie *Doryphora punctissima* (izquierda) y que sirve para desalojar a los oponentes de una planta alimento por la que se compete. Los escarabajos de esta especie se enzarzan en enérgicas contiendas por la posesión de una hoja o de un tallo de las pequeñas enredaderas de las que se nutren en Colombia oriental. Los escarabajos se defienden frente a estos ataques a empujones, bajando su cuerpo hasta la superficie de la hoja o del tallo, donde su cuerpo redondo y liso los hace difíciles de desalojar. Sin embargo, la defensa puede vencerse si el escarabajo atacante introduce su curvado cuerno bajo el borde del cuerpo del otro ejemplar y empuja hacia delante y hacia arriba (caso de la derecha).

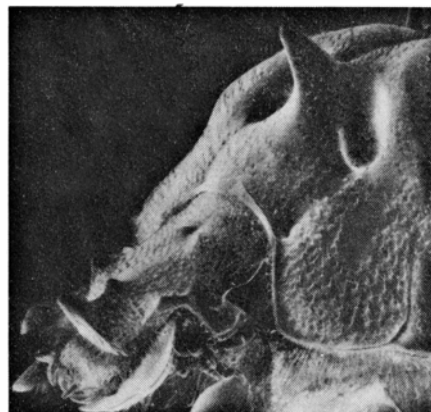
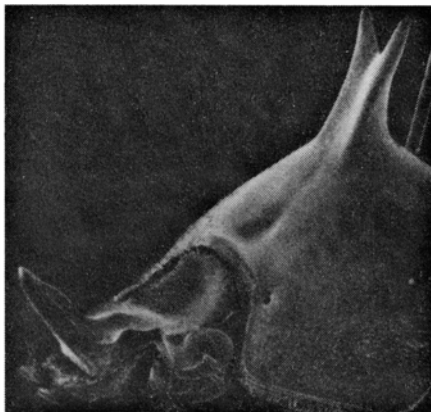
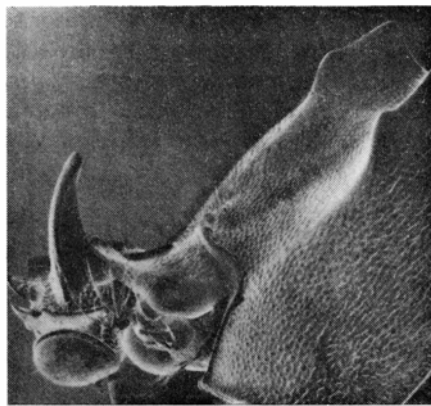
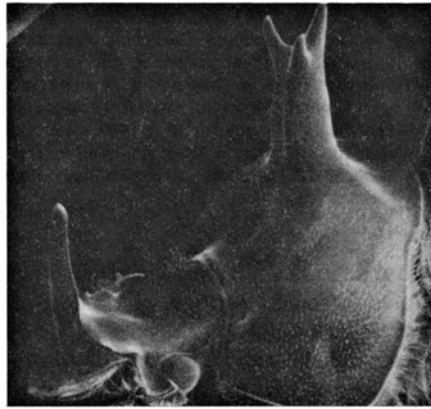
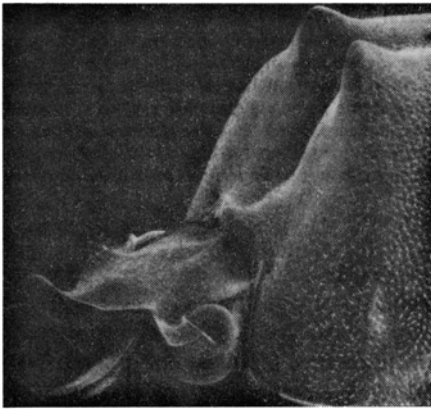
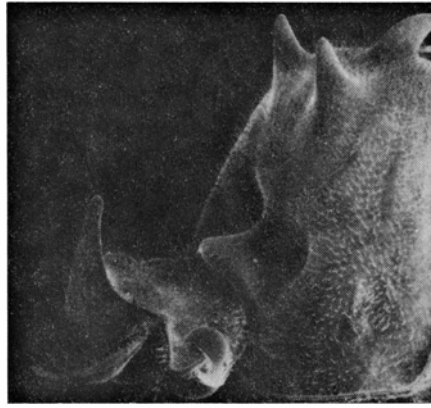
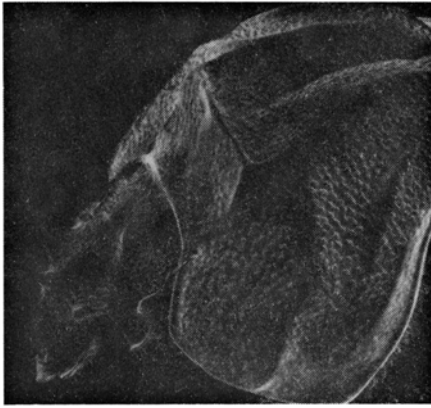
otro macho de *P. agenor* puede sentirse atraído hasta la madriguera y penetrar en ella para desafiar al residente por la posesión de la misma. En estas confrontaciones por las madrigueras, los cuernos de los escarabajos se emplean de varias maneras relativamente estereotipadas.

Un macho que invade la madriguera de otro macho empieza intentando empujar al residente hacia adentro de la

misma. Este, con su parte posterior encarada al invasor, puede resistir el ataque apuntalándose contra las paredes del túnel para bloquear el camino con su cuerpo [véase la ilustración superior de la página 103]. Para desalojar a un residente que se comporta así, el invasor se apresta a insertar su cuerno cefálico bajo el cuerpo del residente y levantar y desplazar a éste. El escarabajo residente puede también moverse o ser empujado



CUERNOS EN FORMA DE ASTA de un escarabajo tenebriónido estrechamente emparentado con la especie *Molion muelleri*; se trata de mandíbulas alargadas que pueden abrirse y cerrarse. Dado que este escarabajo vive en estrechos túneles de troncos caídos y difícilmente puede mover su cabeza, parecía que no había manera de que pudiera aplicar sus cuernos sobre un contrincante, y se pensó que eran inútiles desde el punto de vista mecánico. Sin embargo, al observarlos en túneles con paredes de cristal, se descubrió que cuando dos individuos se encuentran cabeza contra cabeza en una madriguera (a), el más agresivo (color) gira 180 grados de modo que sus cuernos se encuentren en la mejor posición para funcionar como pinzas para sujetar al otro escarabajo detrás de la cabeza (b). Las pequeñas extensiones puntiagudas del extremo del cuerno parecen intervenir también: se ha observado que atraviesan la membrana que existe entre la cabeza y el protórax de un contrincante, como se muestra en la figura.



EL DISEÑO DE LOS CUERNOS PUEDE VARIAR MUCHO, incluso dentro de un mismo género. Cada micrografía al microscopio electrónico de barrido de esta serie muestra los cuernos de un macho de una especie distinta de escarabajos estercoleros del género *Athyreus*. No se sabe casi nada acerca de la historia natural ni del comportamiento de estos escarabajos (en parte debido a que todos los ejemplares han sido capturados cerca de focos luminosos, durante la noche), y se ignora por qué razón especies que probablemente viven en condiciones similares han desarrollado cuernos tan distintos. Las micrografías fueron realizadas por Henry F. Howden, de la Carleton University, en Ottawa (Canadá), y por Antonio Martínez, del Consejo Nacional de Investigación Científica y Técnica, en Buenos Aires.

hacia el interior de la madriguera, donde en ocasiones tiene lugar un lento combate a empujones; pero, finalmente, los dos escarabajos acaban desplazándose hacia la entrada de la madriguera. Mientras el invasor retrocede fuera del túnel y sobre la superficie del tallo de caña de azúcar, el residente intenta dar la vuelta en la boca del túnel para enfrentarse al invasor, cabeza contra cabeza. En ese momento, el invasor emplea su cuerno protorácico como si de un carnero se tratara, para "castigar" (y quizás intimidar) al residente, al que hace retroceder repetidamente al interior del túnel. La punta en forma de media luna del cuerno del invasor encaja ajustadamente contra los élitros y el protórax del residente.

El invasor puede permitir al residente completar su giro (de otro modo, el invasor no puede obtener la exclusiva posesión del túnel ciego), y al final los dos escarabajos se enfrentan cabeza contra cabeza. En la última fase de la pelea, cada escarabajo intenta utilizar su cuerno como una abrazadera, insertando el cuerno cefálico bajo el cuerpo del otro escarabajo y el cuerno protorácico sobre el mismo. Por lo general, cada escarabajo consigue sujetar al otro, y en la justa de fuerza que sigue cada uno de ellos procura levantar al otro de su apoyo en la caña de azúcar y derribarlo al suelo.

Podríamos describir otros muchos tipos de comportamiento asociado con los cuernos. Para concluir esta lista de ejemplos me referiré a dos especies que prometían ser excepciones a la tendencia de que los cuernos de los escarabajos funcionen como armas. En el pasado, uno de los argumentos más convincentes contra la teoría "guerrera" de los cuernos de los escarabajos era el hecho de que algunas especies poseen cuernos que parecen inútiles desde el punto de vista mecánico. En particular, algunos cuernos están situados sobre el cuerpo del animal, de suerte que parecía inverosímil que pudieran aplicarse con eficacia sobre un oponente o un sustrato. Sin embargo, en las especies que se han estudiado, se ha comprobado que todos estos cuernos están bien situados para su uso en combate.

Por ejemplo, tanto los machos como las hembras de un gran escarabajo fitófago moteado, estrechamente emparentado con la especie *Doryphora punctissima*, están dotados de un corto cuerno que se curva hacia delante desde una parte insólita del cuerpo, la parte inferior del tórax, lo que da a estos escarabajos el aspecto de un abridor de bote-

llas simplificado. Observaciones detenidas demostraron que el cuerno no participaba en las actividades de apareamiento o de alimentación; pero al juntar parejas de machos sobre las pequeñas enredaderas de las que se alimentan en Colombia oriental, se desarrollaron combates donde unos pugnaban por desplazar a otros y echarlos del sustrato. Para defenderse de estos ataques a empujones, un escarabajo de esta especie se agachaba hasta la superficie de la hoja, de donde resultaba bastante difícil apear su cuerpo liso, casi hemisférico.

Para esa situación se recurre a tan extraño apéndice. El escarabajo atacante inserta el cuerno bajo el borde del cuerpo del otro coleóptero, y empujando hacia delante y hacia arriba hace saltar al otro lejos de la hoja, como el tapón de una botella. La presencia de cuernos en las hembras de esta especie, al igual que en los machos, puede estar relacionada con el tamaño relativamente pequeño de las plantas patrón. Las enredaderas donde las hembras ponen su racimo de huevos, y de las que sus larvas se alimentan, pueden en ocasiones ser demasiado pequeñas para soportar a más de una nidada. Mas, por el momento no hay datos suficientes para evaluar como es debido una tal hipótesis.

Los pequeños escarabajos tenebriónidos de una especie estrechamente emparentada con *Molion muelleri* poseen armas todavía más inverosímiles, que esgrimen de manera aún más ingeniosa. Machos y hembras de la especie están dotados de un pequeño cuerno cefálico que se encorva hacia delante y de un par de mandíbulas robustas y alargadas, casi astiformes. Esta suerte de astas se elevan y curvan ligeramente hacia fuera a partir de la cabeza para terminar en puntas planas que se dirigen hacia delante y ligeramente hacia adentro. Estas estructuras pueden abrirse y cerrarse, pero como sea que los escarabajos viven en túneles estrechos practicados en leños y no pueden inclinar su cabeza, no parece que tengan ninguna posibilidad de aplicar sus cuernos a los contricantes. Hubo que estudiar estos coleópteros en túneles con paredes de cristal, para apreciar la utilidad de tan extrañas estructuras.

Cuando dos escarabajos tenebriónidos se encuentran cabeza contra cabeza en un túnel, el más agresivo de los dos gira 180 grados; en esta posición su "cornamenta" se convierte en un par de pinzas eficaces y bien colocadas para agarrar a su oponente por detrás de la cabeza. Hasta los extremos planos de los cuernos intervienen en la acción; en dos casos se vio que perforaban la mem-

brana que existe entre la cabeza y el tórax del escarabajo atacado y la hacían sangrar. Desde luego, cuando un escarabajo se da la vuelta para desplegar sus pinzas se expone al mismo tipo de ataque inmovilizador por parte de su adversario, y en la naturaleza se han encontrado parejas de escarabajos así entrelazados. No se sabe gran cosa de la ecología de estos escarabajos, y se desconoce por qué luchan o la razón por la que tanto machos como hembras tienen cuernos.

De todo lo dicho podría deducirse que se valen de los cuernos como armas en la lucha intraspecífica, y que éstos se han desarrollado porque ganar estas luchas es selectivamente ventajoso. Sin embargo, conviene mostrarse algo cautelosos a la hora de hacer grandes generalizaciones sobre los escarabajos cornudos, puesto que algunas preguntas acerca de los cuernos y de su función todavía carecen de respuesta. Existen cientos, quizás miles de especies con cuernos, cuyo comportamiento ha de estudiarse todavía. Un enigma a descifrar es el amplio espectro de diseños de los cuernos que a veces hallamos dentro de un mismo género [véase la ilustración de la página anterior]. ¿Por qué razón especies que probablemente viven en las mismas condiciones desarrollan cuernos tan distintos? Está claro que hay que seguir investigando para poder contestar esta pregunta. Por otro lado, existe un problema estrechamente relacionado que en la actualidad parece resuelto, al menos en parte: la paradoja de las especies de escarabajos en las que machos *minor*, pequeños y casi desprovistos de cuernos, coexisten con machos *major*, grandes y dotados de cuernos complicados.

Los coleópteros no crecen una vez llegados a la edad adulta, de modo que los machos *minor* permanecen pequeños y sin cuernos durante toda su vida. Por ello es difícil entender de qué manera los *minor* se las arreglan sin cuernos. Estos escarabajos inermes deberían perder en la lucha y no reproducirse, de modo que los genes responsables de la falta de cuernos resultarían rápidamente eliminados de la población. Únicamente para dos especies de escarabajos cornudos se ha logrado la explicación de por qué los machos indefensos persisten, pero parece que un razonamiento similar puede servir para otras especies que tienen formas sin cuernos. El caso más simple es el del gorgojo barbudo, *Rhinostomus barbirostris*.

Los gorgojos barbudos presentan una gama de tamaños continua y notable-

mente amplia. Por ejemplo, en una muestra de 65 machos, el mayor de ellos era cuatro veces más largo que el más pequeño y 20 veces más pesado. (Estas diferencias en tamaño se deben probablemente a diferencias en las condiciones de alimentación de las larvas.) Los machos más diminutos tienen un pico muy corto, pero compensan su falta de capacidad combativa con la adopción de un comportamiento absolutamente pacífico. Evitan los combates con otros machos e intentan sacar partido de su pequeñez escabulléndose por entre los machos mayores para aparearse con las hembras que éstos están defendiendo. Así, por ejemplo, cuando un macho grande se halla distraído por la lucha con otro macho, un macho pequeño cercano se desplazará rápidamente junto a la hembra y empezará a situarse a su lado en la posición más adecuada para el apareamiento. En algunos casos, el macho mayor advierte la presencia del pequeño y le asesta un capirotazo con su pico alargado, apartándolo; pero, en otros, el macho pequeño consigue aparearse con la hembra mientras el mayor mantiene su guardia, ajeno por lo que se ve a la presencia del intruso.

La persistencia de machos *minor* en la especie *Podischnus agenor*, el escarabajo de la caña de azúcar, es un asunto más complejo, como puede advertirse observando el gráfico de la parte superior izquierda de la ilustración de la página siguiente, en el que se relaciona el tamaño del cuerpo de los machos de *P. agenor* (medido como la anchura de los élitros en el punto más ancho) con el tamaño del cuerno (medido como la longitud del cuerno cefálico). El gráfico tiene dos segmentos lineales distintos que corresponden a los tamaños del cuerpo pequeños y grandes, con una distribución irregular de los valores en los puntos intermedios; ello indica que, en esta especie, el macho pequeño no representa simplemente un extremo de un espectro continuo de tamaños corporales, sino una morfología distinta. En otras palabras, parece que hay dos planes corporales básicos codificados por dos conjuntos de genes distintos: una versión *minor*, pequeña y con cuernos mínimos, y otra *major*, grande y con cuernos respetables. Pruebas adicionales sugieren que cada macho es genéticamente capaz de desarrollar una u otra de ambas morfologías, y que son los nutrientes que reciben las larvas de *P. agenor* los que determinan el conjunto de genes que va a expresarse.

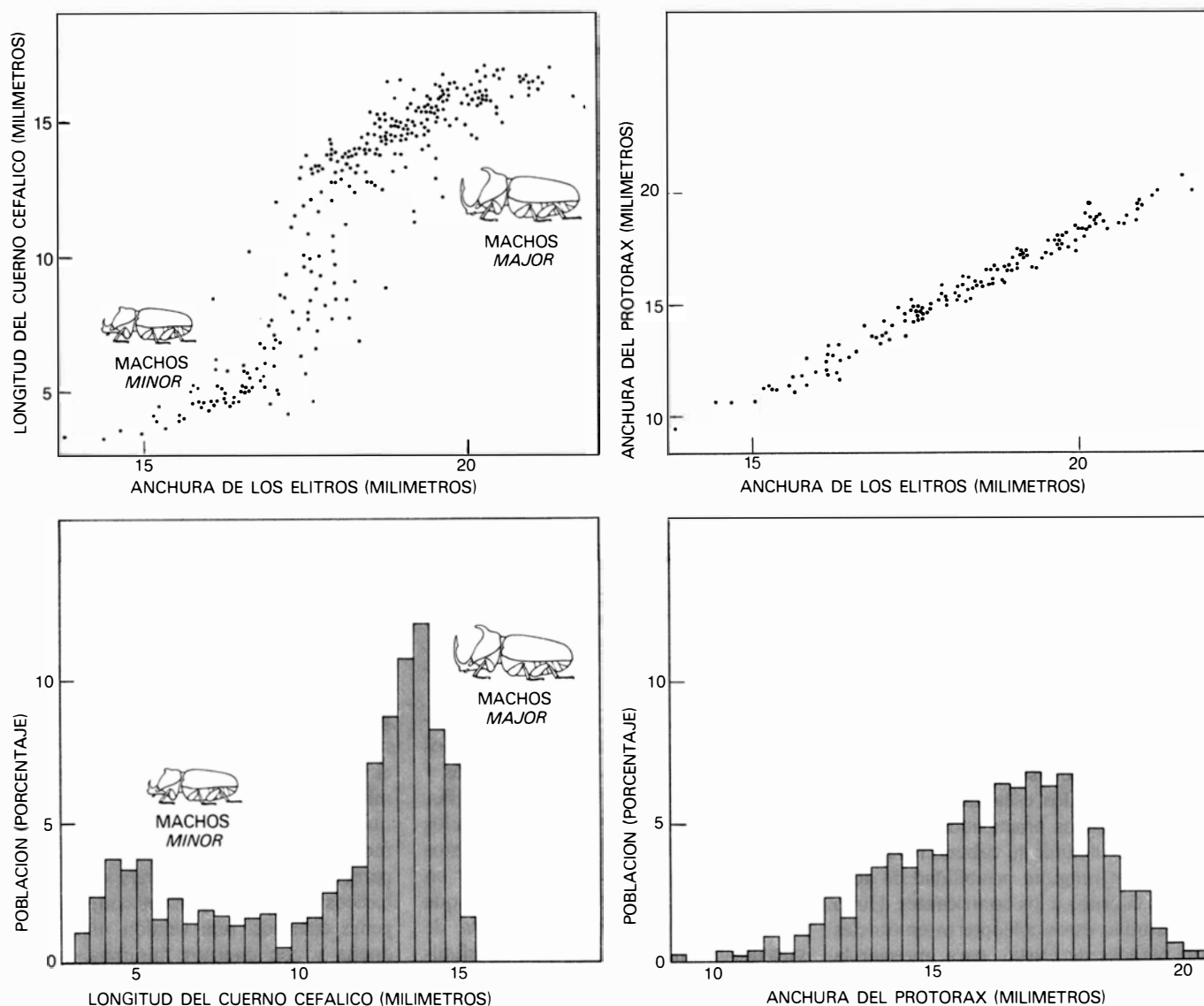
Los escarabajos de la caña de azúcar *minor* difieren de los pequeños gorgojos barbudos porque exhiben muchas de las

pautas de comportamiento de los machos *major*: excavan túneles en los tallos de caña de azúcar, atraen (con feromonas) a las hembras desde la entrada de la madriguera e intentan (generalmente sin éxito) defender su madriguera de otros machos. Sin embargo, los *minor* compensan su inferior capacidad combativa emergiendo del suelo (donde pasan sus estadios larvario y ninfal) mucho más al principio de la estación que la mayoría de machos *major*. Además, los resultados de un estudio de dos años de duración en el que se siguieron en el campo machos de *P. agenor* (después de garabatear sobre sus élitros números de

identificación), sugieren que los machos *minor* se dispersan asimismo sobre una zona más extensa que los *major*, de manera que la posibilidad de que entren en contacto (y se vean obligados a competir) con los machos *major* se ve muy reducida, tanto en términos de espacio como en términos de tiempo.

Estos dos ejemplos en los que machos pequeños y desarmados exhiben un comportamiento alterado que compensa su falta de capacidad combativa, pueden proporcionar una explicación general de la razón por la que los machos *minor* persisten en las especies cornudas. No es

difícil imaginar de qué manera pudo haber evolucionado gradualmente un dimorfismo como el que exhibe *Podischnus agenor*, tanto en la estructura del cuerpo como en el comportamiento. Considérese una especie para la que la competencia directa por los recursos vitales sea tan intensa que los individuos más pequeños resulten prácticamente excluidos de la reproducción, pero en la cual las condiciones ambientales (como condiciones subóptimas de alimentación para las larvas) continúen dando origen a individuos pequeños. Estas circunstancias pueden favorecer que los individuos que resultan ser pequeños adopten fa-



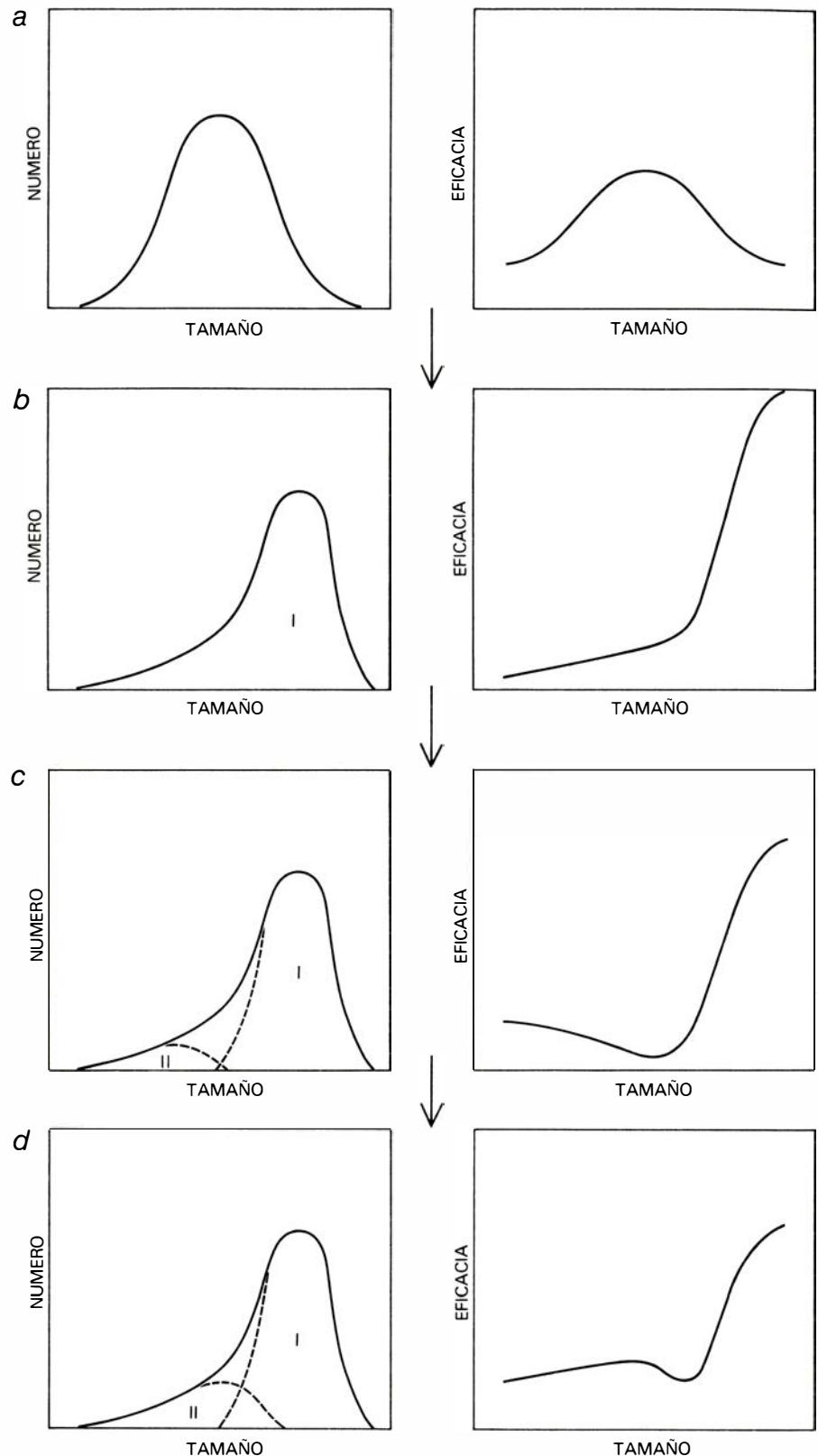
MACHOS MINOR, O PEQUEÑOS, que tienen cuernos diminutos, coexisten con machos *major*, o grandes, que presentan cuernos voluminosos, en varias especies cornudas, como el escarabajo de la caña de azúcar *Podischnus agenor*. En *P. agenor* los machos *minor* y *major* parecen representar dos morfologías distintas y no los extremos de una gama continua de tamaños del cuerno. Como se indica en la parte superior izquierda, cuando se relaciona el tamaño del cuerpo (medido como la anchura de los élitros en el punto más ancho) con el tamaño del cuerno (medido como la longitud del cuerno cefálico) en los machos de una población de *P. agenor*, el gráfico resultante presenta dos segmentos rectilíneos distintos: uno que corresponde a los individuos *minor*, sin cuernos, y otro a los *major*, con ellos. Con

el fin de comparar, el gráfico de la parte superior derecha muestra de qué manera en los mismos escarabajos la anchura del protórax aumenta como una función lineal simple del tamaño del cuerpo, relación que es típica del crecimiento de muchas otras regiones corporales. Los histogramas de la serie inferior muestran la distribución de longitudes del cuerno (*izquierda*) y de anchuras del protórax (*derecha*) para el mismo grupo de escarabajos. El primer histograma exhibe dos agrupaciones claras, que corresponden a las formas *minor* y *major*, mientras que el segundo se halla simplemente desviada hacia los tamaños mayores. Los machos *minor* de esta especie parecen presentar un comportamiento alterado que puede compensar su falta de capacidad combativa (véase la ilustración de dos páginas más adelante).

cultativamente adaptaciones alternativas, primero de comportamiento pero finalmente morfológicas. Al menos en algunas situaciones, estas "estrategias" alternativas pueden conducir a la recuperación de la suficiente capacidad reproductiva para mantener en la especie los genes asociados con dichas estrategias.

Otro aspecto de la función de los cuernos de los escarabajos que todavía no se ha explicado es el hecho de que en muchos grupos no emparentados de escarabajos cornudos los cuernos de las especies mayores tienden a ser más grandes con respecto al tamaño del cuerpo. Se ha pensado que estas diferencias son una consecuencia del fenómeno de las tasas alométricas de crecimiento, en las que el crecimiento de una parte de un organismo es una función exponencial del crecimiento del cuerpo entero. Sin embargo, en algunas especies de escarabajos cornudos, y quizás en muchas, el tamaño del cuerno presenta una relación lineal con el tamaño del cuerpo, y no una relación geométrica. Daniel Otte y Katherine Stayman, de la Academy of Natural Sciences, de Filadelfia, han demostrado recientemente que esto es así para varias especies de ciervos volantes (miembros de la familia Lucánidos), y lo mismo ocurre en las especies *Podischnus agenor* y *Rhinostomus barbirostris*. (Naturalmente, en el caso del *P. agenor* existen dos relaciones lineales, una para los machos *minor* y otra para los *major*.)

Podría parecer que la presencia de cuernos relativamente mayores en los escarabajos más grandes puede explicarse por el hecho de que las especies mayores son proporcionalmente más pesadas y robustas que las más pequeñas. (La sección transversal, y con ella la resistencia de los músculos aumenta en función del cuadrado de la longitud del cuerpo.) Por ello las especies mayores son capaces de manipular con eficacia cuernos proporcionalmente más largos. El problema de esta explicación es que sirve únicamente para un solo grupo taxonómico, como género o familia. Si se comparan grupos distintos se encuentra que las especies de pequeños escarabajos que son grandes en relación con otras especies de su grupo tienen cuernos relativamente grandes, mientras que especies mayores que son pequeñas en relación con las demás de su grupo poseen cuernos relativamente pequeños, o incluso carecen de ellos. Por ejemplo, las especies más grandes de la familia Ciiidos miden sólo de dos a tres milímetros de longitud, pero poseen cuernos muy espectaculares. El hecho de que esta



LA EVOLUCION DE LOS MACHOS *MINOR*, SIN CUERNOS, caracterizada por un comportamiento de lucha amortiguado, pudo haberse presentado gradualmente dentro de una especie con cuernos. Dada una población típica de escarabajos (a) con una distribución de tamaños normal y con la mayor eficacia biológica, o capacidad reproductora, asociada a tamaños intermedios, la selección por la estrategia I (caracterizada por cuernos y por un comportamiento luchador asociado) pudo haber desembocado en una población de tamaño generalmente grande en la que los machos más pequeños resultarían prácticamente excluidos de la reproducción (b). Si, no obstante, las condiciones ambientales (como una nutrición subóptima para las larvas) persistían en la producción de machos más pequeños, entonces para ellos la selección podría favorecer estrategias alternativas, como la II, en principio caracterizada por un comportamiento de lucha distinto, pero eventualmente por adaptaciones morfológicas como falta de cuernos (c). Si persistían las condiciones apropiadas, se habría establecido la casta *minor*, con una morfología y comportamiento de lucha distintivos, y las formas intermedias desaparecerían (d).

pauta se encuentre en muchos grupos de escarabajos cornudos sugiere que existe alguna relación física subyacente, pero todavía no se ha identificado.

Desde luego, los escarabajos no son los únicos animales dotados de cuernos. Muchas especies de ungulados, es decir, de mamíferos con pezuñas, tienen asimismo cuernos bien desarrollados, y una comparación de la morfología funcional de estas estructuras con la de los cuernos de los escarabajos indica que entre los dos grupos existen diferencias importantes. No obstante, para empezar, existen algunas interesantes semejanzas. Tanto en los ungulados como en los coleópteros se ha desarrollado una gran variedad de estructuras corniformes (cuernos, colmillos y astas) de manera independiente en muchas especies distintas. Como los cuernos de los escarabajos, muchas de estas estructuras son mayores en relación al tamaño del cuerpo en las especies más grandes, con frecuencia se hallan restringidas a los machos de una especie determinada y, en algunos casos, faltan en ciertos machos de una especie cornuda. (Por ejemplo, los machos llamados "mochos" del ciervo común carecen de las astas regularmente ramificadas que se encuentran en los demás machos de la misma especie.) Ha habido también mucha especulación acerca de la función de los cuernos de los ungulados. Pero en este caso se ha observado el comportamiento de muchas especies. De nuevo, la conclusión más razonable que se puede sacar de las pruebas de que se dispone es que las estructuras se desarrollaron ante todo como armas para el combate intraespecífico.

Sin embargo, cuando se observa la manera específica en la que los cuernos de los ungulados funcionan como armas, todas las semejanzas entre ungulados y coleópteros desaparecen. Para decirlo de un modo muy general, parece que los ungulados y los escarabajos han desarrollado estructuras más o menos similares que emplean de forma completamente distinta para conseguir fines semejantes. Considérese el siguiente resumen de un esquema general de la función y evolución de los cuernos de los ungulados, según lo ha propuesto Valerius Geist, de la Universidad de Calgary.

Los cuernos más primitivos de los ungulados son estructuras pequeñas y en muchos casos puntiagudas, que sirven para concentrar la fuerza de los golpes destinados a atravesar o a desgarrar el cuerpo del contricante. En muchas especies estos cuernos pueden infligir heridas graves: la protección más común

frente a ellos es un abundante pelaje (como en la cabra blanca de las Montañas Rocosas, *Oreamnos americanus*) o una piel gruesa (como en los jabalíes). Algunas especies han desarrollado un tipo de defensa distinto, que consiste en la táctica de parar las embestidas del adversario con la cabeza o los cuernos. En estas especies (entre las que se cuentan ungulados tan diversos como las distintas especies de bueyes y toros del género *Bos*, los pequeños ciervos asiáticos del género *Muntiacus* y varias especies de jabalíes verrugosos), los cuernos han adquirido la función adicional de recibir y controlar los ataques de los oponentes. Estos animales luchan testa contra testa, intercambiando golpes a la cabeza y los cuernos, intentando cada combatiente hacerle perder el equilibrio al otro y asestarle un golpe severo.

Los cuernos más complejos de los ungulados están asociados con otras dos tácticas que han evolucionado a partir de este comportamiento de parada: la embestida y el forcejeo. Las especies que embisten, como el muflón de Dall, *Ovis dalli*, de retorcidos cuernos en espiral, luchan embistiéndose entre sí desde cierta distancia y haciendo entrechocar sus cuernos romos. En este tipo de ataque los cuernos no sirven para atravesar o desgarrar, sino únicamente para concentrar la fuerza del golpe que se asesta y para absorber el impacto del testarazo recibido. El tipo más común de comportamiento, no obstante, es el forcejeo, en el que los animales luchan entrelazando y trabando sus cuernos y después girando y/o empujándose mutuamente.

En algunos ungulados que emplean esta táctica, como los cérvidos (ciervo, alce y caribú) y los elefantes, los cuernos o colmillos conservan su función de acornear. Un combate de forcejeo puede terminar en heridas incisivas; en otros, como muchas especies de antílopes africanos, los cuernos sirven únicamente para que los contricantes queden trabados en combates de fuerza. Además, el empleo de los cuernos para la intimidación en exhibiciones previas a la lucha ha desempeñado probablemente su papel en la evolución de algunos complejos diseños de cornamentas, aunque los datos que se refieren a esta hipótesis son difíciles de reunir. El estudio del muflón de Dall que ha realizado Geist es, hasta ahora, el caso más convincente. Stephen Jay Gould, de la Universidad de Harvard, ha señalado también que los mayores cuernos de mamíferos que han existido, la cornamenta gigante del extinto alce irlandés, servían principalmente para la exhibición.

De modo que los cuernos de los ungulados funcionan de manera muy distinta de los cuernos de los coleópteros, que raramente sirven para acornear, para interceptar los ataques de los contricantes o para embestirlos. Además, las aplicaciones más comunes de los cuernos de los escarabajos (alzar y levantar a los contricantes) se observan raramente entre los ungulados. Hay varias razones para estas diferencias.

Para empezar, el recubrimiento duro y similar a una armadura que protege el cuerpo de un escarabajo hace que acornear (la función original de los cuernos de los ungulados más primitivos) resulte una forma de ataque completamente ineficaz para los coleópteros. Y a la inversa, la vulnerabilidad del cuerpo de los mamíferos hace que utilizar los cuernos como palanca para levantar al contricante, quizá la función más primitiva en la evolución de los cuernos de los escarabajos, sea menos ventajoso para los ungulados. Después de todo, si un ungulado puede maniobrar sus cuernos para que efectúen con el cuerpo de un contricante el tipo de contacto que es necesario para alzarlo del suelo, un ataque inmediato a cornadas que perforen o tajan sería mucho más eficaz.

También parece razonable que la embestida no se haya desarrollado como una táctica importante entre los escarabajos cornudos. Embestir parece un comportamiento ventajoso únicamente para aquellos animales que son capaces de movimientos sobre el suelo, rápidos y bien dirigidos, y mientras que los ungulados con cuernos surgieron de una estirpe cuya defensa básica contra los depredadores eran los movimientos rápidos y ágiles, los escarabajos suelen ser lentos y torpes.

En conclusión, parece adecuado volver al problema que durante mucho tiempo ha sido fundamental en el estudio de los escarabajos cornudos: la sorprendente falta de observaciones de estos animales, que figuran entre los organismos más magníficos que la evolución ha producido. Como Darwin ya señaló, si un escarabajo macho del género *Chalcosoma* se aumentara hasta el tamaño de un perro o un caballo, "con su cota de malla de bronce pulido y sus cuernos complejos y enormes... sería uno de los animales más imponentes del mundo". Es curioso que los escarabajos cornudos hayan sido con tanta frecuencia objeto de especulación pero raramente tema de estudios serios. Sin duda, ya es hora de que nos dediquemos a contemplar a estos espléndidos animales con los que compartimos la Tierra.

Juegos matemáticos

Grafos que pueden ser útiles a canibales, misioneros, lobos, cabras y repollos a ir de un lado para otro

Martin Gardner

El forastero, desde su auto: "Por favor, ¿cómo se va al cruce de la calle Graham y la avenida Harary?".

Un transeúnte, desde la acera: "Lo siento, pero desde aquí no se puede ir hasta allí".

En teoría de grafos, un grafo es por definición una colección cualquiera de puntos conectados por líneas; se dice que un grafo es simple cuando no contiene "ciclos" (líneas que unen un punto consigo mismo) ni "paralelas" (dos o más líneas que conectan un mismo par de puntos). Dotando de una punta de flecha a cada línea del grafo, es decir, eligiendo en cada línea un sentido de recorrido que distinga origen y extremo, el grafo se convierte en un grafo dirigido. Los grafos dirigidos, que por brevedad llamaremos dirigrafos, serán el tema de esta sección. El viejo chiste inicial viene a cuento porque en ciertos grafos dirigidos es verdaderamente imposible ir desde determinados puntos hasta algunos otros.

Se dice que un grafo dirigido es completo cuando cada par de puntos está conectado por una línea. Por ejemplo, para cuatro puntos podemos ver un dirigrafo completo en la parte izquierda de la ilustración de esta página. La figura del lado derecho es la matriz de adyacencia del

dirigrafo, que se construye como sigue: Imaginemos que el plano sea un plano de calles, todas de dirección única. Si se partiera del punto *A* solamente se podría ir directamente hasta el punto *B*, hecho que se refleja en la fila superior de la matriz (la fila correspondiente a *A*) colocando un 1 en la columna correspondiente a *B*, y un 0 en todas las restantes. Las demás filas de la matriz de adyacencia se construyen de la misma forma, por lo que la matriz es, desde el punto de vista combinatorio, equivalente al grafo dirigido. Se deduce que disponiendo de la matriz de adyacencia es evidente cómo construir el grafo.

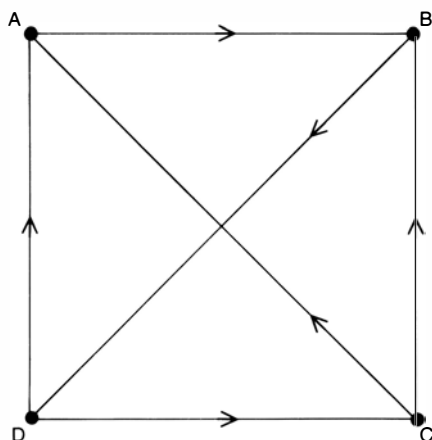
Mediante matrices de distintos tipos pueden ponerse de manifiesto otras importantes características de los grafos dirigidos. Por ejemplo, la matriz de distancia expresa en cada casilla el mínimo número de líneas que componen lo que se llama un camino dirigido de un punto a otro, o sea, un camino cuyo sentido de recorrido es coherente con las direcciones del grafo, y que no visita ningún punto más de una vez. Análogamente, las casillas de la matriz de accesibilidad indican (mediante ceros y unos) si un determinado punto es accesible (si se puede llegar hasta él) desde otro punto dado siguiendo un camino dirigido, no importa de qué longitud. Cuando cada

punto del grafo es accesible desde cualquiera de los restantes puntos, se dice que el grafo es fuertemente conexo. En caso contrario, existirán uno o varios pares de puntos para los cuales no es posible "ir desde aquí hasta allí".

Uno de los más fundamentales y sorprendentes resultados sobre grafos dirigidos completos es el siguiente teorema: Cualesquiera que sean los sentidos de recorrido que se asignen a las líneas, en un grafo completo existirá siempre un camino dirigido que visite cada uno de los puntos del grafo exactamente una vez. Tales caminos se llaman caminos hamiltonianos, en honor del matemático irlandés William Rowan Hamilton. Hamilton comercializó un rompecabezas basado en un grafo equivalente al esqueleto de un dodecaedro; una de las tareas a realizar consistía en hallar todos los caminos que visitan cada punto exactamente una vez y retornan al punto de partida. Este tipo de caminos cerrados se llaman circuitos hamiltonianos. (El juego de Hamilton está analizado en el Capítulo 6 de mi *Scientific American Book of Mathematical Puzzles & Diversions*.)

El teorema del grafo completo no garantiza que en todo grafo dirigido completo haya de existir al menos un circuito hamiltoniano, pero sí asegura que habrá al menos un camino hamiltoniano. Y aún más sorprendente, el número de tales caminos es siempre impar. Por ejemplo, en el grafo dirigido completo de la ilustración de esta página hay cinco caminos de Hamilton: *ABDC*, *BDCA*, *CABD*, *CBDA* y *DCAB*. A excepción de uno (*CBDA*) todos ellos pueden prolongarse hasta circuitos hamiltonianos.

El teorema fundamental puede expresarse de diversas formas, según la interpretación que demos al grafo. Por ejemplo, los grafos dirigidos completos suelen llamarse "grafos de campeonato", porque recuerdan los resultados de campeonatos a una vuelta, donde cada jugador se enfrenta una vez con cada uno de los restantes. Cuando *A* vence a *B*, la línea que los une está dirigida desde *A* hacia *B*. El teorema garantiza que cualesquiera que sean los resultados de los encuentros siempre podrán ordenarse los participantes en columna, habiendo vencido cada jugador al que le sigue inmediatamente. (Estamos suponiendo aquí que, como sucede en tenis, no puede haber empates. Si en la competición pueden producirse empates, éstos se representarían por líneas no dirigidas, y el grafo sería llamado grafo mixto. Los grafos mixtos pueden transformarse siempre en grafos dirigidos, reempla-



	A	B	C	D
A	0	1	0	0
B	0	0	0	1
C	1	1	0	0
D	1	0	1	0

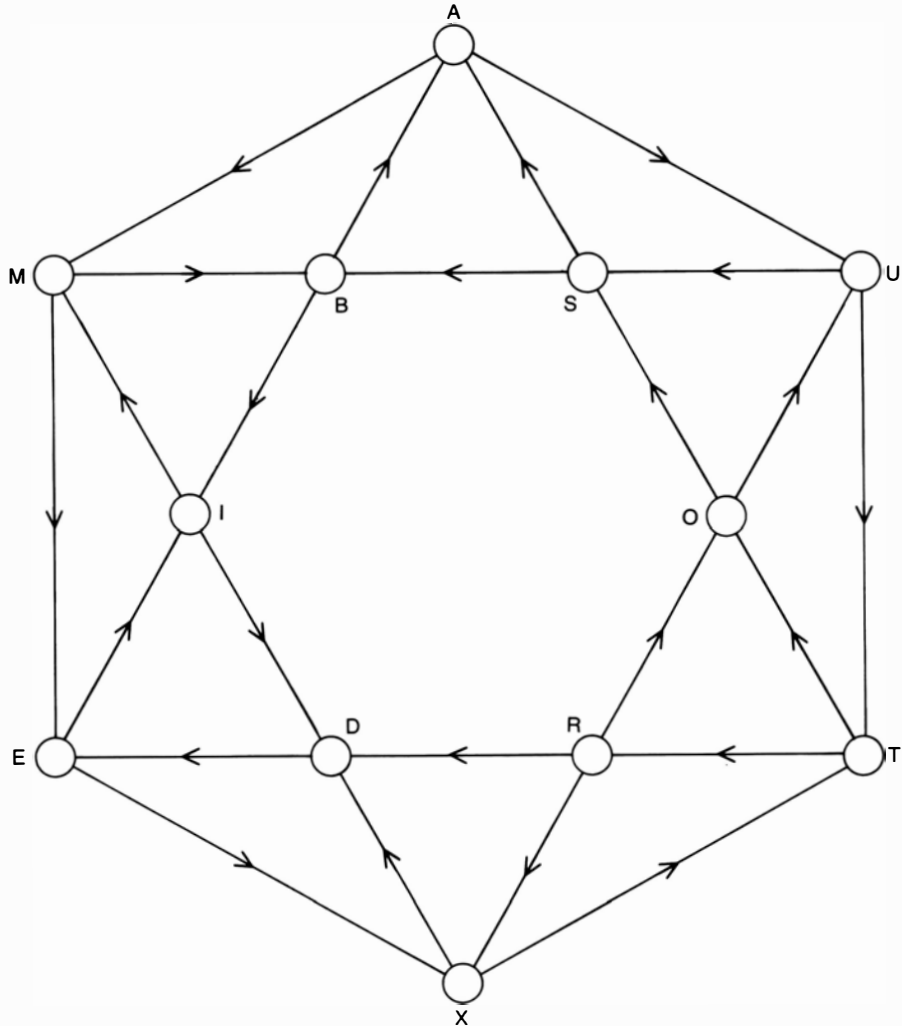
Dirigrafo completo de cuatro vértices (izquierda) y su matriz de adyacencia (derecha)

zando cada lado no dirigido por un par de líneas paralelas dirigidas en sentidos contrarios.)

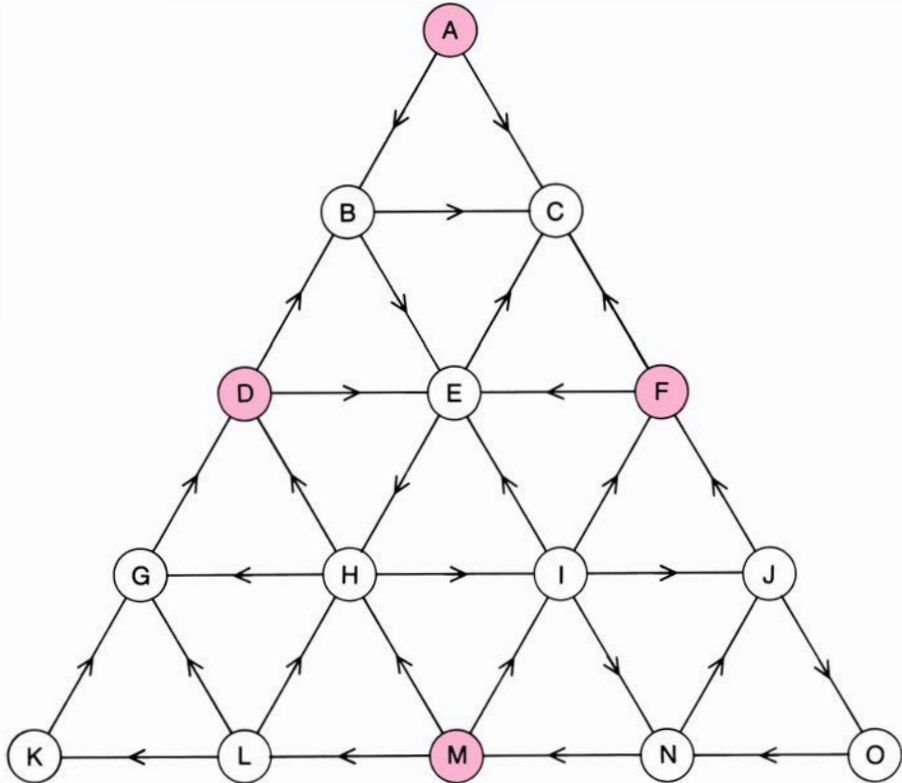
Los grafos de campeonato –grafos de torneo– pueden servir para representar muchas otras situaciones. Han sido utilizados por biólogos para determinar el orden de procedencia en nidadas de polluelos, o con mayor generalidad, para trazar diagramas de la estructura jerárquica que cualquier relación de dominancia por pares imponga sobre una población animal. Los sociólogos se han servido de grafos para crear modelos de las relaciones de dominancia entre personas o grupos de personas. Los grafos de torneo son medio adecuado para presentar las preferencias por pares que una persona manifiesta frente a una serie de posibles opciones, que pueden ir desde distintas marcas de café hasta candidatos en unas elecciones. En todos estos casos, el teorema garantiza que los animales, los objetos o las personas en cuestión podrán siempre ser ordenados en cadena lineal, mediante la relación de dirección única.

La demostración del teorema es delicada, mas para convencernos de su validez podemos intentar rotular un grafo completo de n , tratando de evitar que se creen caminos hamiltonianos. La imposibilidad de semejante tarea le sugirió al matemático John Horton Conway, de la Universidad de Cambridge, el siguiente juego, con lápiz y papel: Dos jugadores van por turnos trazando flechas sobre las líneas no dirigidas de un grafo completo. Quien primero se vea obligado a completar un camino de Hamilton pierde la partida. El teorema asegura que el juego no termine en empate. Según Conway, el juego no empieza a ser interesante mientras el grafo no tenga cuando menos siete puntos.

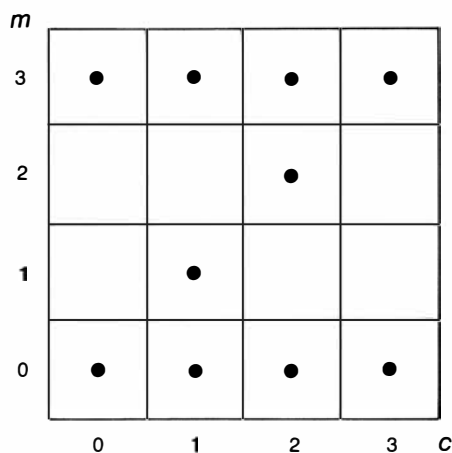
El grafo dirigido de la ilustración superior derecha apareció como rompecabezas en el número de octubre de 1961 de la revista *Eureka*, que publican anualmente los estudiantes de matemáticas de Cambridge. Si bien no es grafo completo, las flechas han sido tan hábilmente trazadas que solamente existe un circuito hamiltoniano. Imaginemos el gráfico como si fuera el plano de una ciudad cuyas calles sean todas de dirección única. Se desea salir de A e ir recorriendo toda la red de calles, pasando una vez y sólo una vez por cada uno de los cruces, hasta regresar a A . ¿Cómo conseguirlo? (Indicación: Podemos trazar el circuito tanto si el lápiz se toma con la mano derecha como si se coge con la izquierda.) El mes que viene dará la única solución que admite el problema.



Descubra el unico circuito hamiltoniano



El juego "atasco de tráfico"



Grafo que soluciona el problema de canibales y misioneros

Los grafos dirigidos pueden suscitar problemas, pero también pueden ser utilizados de innumerables formas para resolver otros problemas. Por ejemplo, los grafos pueden servir para representar las formas en que es posible flexionar un "flexágono" (un polígono de lados flexibles), y son valiosa ayuda para resolver pasatiempos del tipo "pieza deslizante", y problemas de recorridos, en ajedrez. Cuestiones probabilísticas relativas a cadenas de Markov suelen ceder rápidamente analizándolas mediante grafos dirigidos. También es frecuente descubrir estrategias ganadoras para juegos bipersonales, donde cada jugada altera el estado del juego, explorando el grafo dirigido correspondiente, formado por todas las series de jugadas posibles. En principio, incluso el ajedrez podría "resolverse" de esta forma, pero el grafo dirigido correspondiente sería de tal magnitud y complejidad que es sumamente improbable que puede ser nunca dibujado.

Los grafos dirigidos son de extraordinario valor en el terreno de la investigación operativa, donde sirven para resolver complicados problemas de planificación. Tomemos por ejemplo un proceso de fabricación donde ha de efectuarse cierto número de operaciones. Supongamos que cada operación requiera una cantidad fija de tiempo, y que ciertas operaciones hayan de quedar

listas antes de poder comenzar otras. Podríamos idear un plan de trabajo óptimo construyendo un grafo donde cada operación esté representada por un punto, y cada punto marcado con un número que denote el tiempo necesario para realizar la operación. Las secuencias en que hayan de ser efectuadas ciertas operaciones pueden indicarse mediante flechas superpuestas a las líneas. Para determinar un plan óptimo se explora el dirígrafo así construido, con auxilio de un ordenador si es necesario, al objeto de encontrar un "camino crítico" que ejecute el proceso entero en tiempo mínimo. De igual forma pueden analizarse complejos problemas de transporte. Por ejemplo, cada línea de un grafo dirigido puede representar una carretera, marcada con el costo del transporte de un determinado producto a través de ella. Es posible entonces aplicar ingeniosos algoritmos para hallar un camino dirigido que haga mínimo el costo de llevar el producto de un lugar a otro.

Los dirígrafos pueden servir también como tableros donde jugar cierto tipo de insólitas partidas. En esta faceta, el más original y creativo ha sido Aviezri S. Fraenkel, matemático del Weizmann Institute of Science, de Israel. (Puede verse una buena introducción a una clase de juegos con grafos dirigidos que Fraenkel denomina "juegos de aniquilación" en el artículo titulado "Three Annihilation Games", que Fraenkel escribió en colaboración con Uzi Tassi y Yaacov Yesha para *Mathematics Magazine*, vol. 51, n.º 1, págs. 13-17; enero de 1978.) En 1976, un excelente juego, llamado "Arrows" ("Flechas"), puesto a punto por Fraenkel y Roger B. Eggleton, de la Northern Illinois University, fue lanzado al mercado en Israel por Or Da Industries, y distribuido en los Estados Unidos por Leisure Learning Products, de Greenwich, Conn.

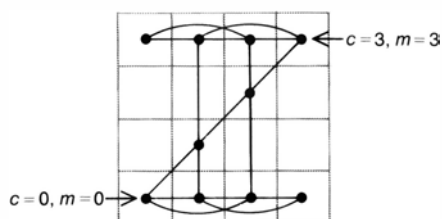
Otro de los juegos de Fraenkel, llamado "Atascos de tráfico" se juega sobre el grafo dirigido de la ilustración inferior de la página precedente, como sigue. En cada uno de los cuatro puntos *A*, *D*, *F* y *M* se coloca una moneda. Los jugadores van moviendo por turno una de las monedas a lo largo de una de las líneas del grafo hasta un punto adyacente, como indican las flechas del grafo. Las monedas pueden ocupar puntos adyacentes aunque éstos se encuentren ocupados ya; cada punto puede alojar un número cualquiera de monedas. Obsérvese que todas las flechas del punto *C* apuntan hacia adentro. En teoría de grafos, tales puntos se llaman sumideros. Recíprocamente, cuando en un punto todas las flechas señalan hacia afuera, el punto se llama fuente. (Si el

grafo representase "la ley del más fuerte" para una nidada, el sumidero sería el pollito que sufriría los picotazos de todos los demás, y la fuente, el más gallito, capaz de vencer a cada uno de los otros.) En nuestro caso hay exactamente un sumidero, y no hay fuentes. (En un grafo dirigido completo nunca podrá haber más de un sumidero o más de una fuente. ¿Se da el lector cuenta del motivo?)

Cuando las cuatro monedas se encuentren en el sumidero *C* el jugador de turno no puede mover a ningún otro sitio, y pierde la partida. En un libro de Conway, *On Numbers and Games* (Academic Press, 1976) se demuestra que el primer jugador puede vencer siempre si y solamente si su primer movimiento es ir de *M* a *L*. En otro caso, su contrario puede forzar empate, o ganar. (Se supone que ambos jugadores efectúan las jugadas mejores posibles.) Armados con la potente teoría de juegos que Conway ha puesto a punto, es posible analizar completamente cualquier juego de este tipo, cualquiera que sea la disposición inicial de las piezas.

Una antigua y apasionante categoría de pasatiempos que admiten excelentes análisis con ayuda de grafos dirigidos son los llamados problemas de "cruzar el río", o problemas de travesías. Tomemos uno muy clásico, que el año pasado sirvió de título a una novela de Mary McCarthy: *Cannibals and Missionaries*. En su versión más sencilla, tres misioneros y tres canibales se encuentran en la margen derecha de un río, y desean pasar a la orilla izquierda. Disponen para ello de un bote de remos que no pueden transportar más de dos personas cada vez. Si en alguna de las dos orillas los canibales aventajaran en número a los misioneros, éstos podrían ser muertos y devorados. ¿Podrán las seis personas pasar sin peligro de una orilla a la otra? Y si ello es posible, ¿cómo hacer para que el número de travesías sea mínimo? (No entraré a debatir si el canibalismo pudo llegar a prevalecer en alguna cultura, cuestión que hoy se discute con calor.)

Benjamin L. Schwartz, en un artículo titulado "An Analytic Method for the Difficult Crossing Puzzles" (un método analítico para problemas de 'travesías difíciles') (en *Mathematics Magazine*, vol. 34, n.º 4, págs. 187-193; marzo-abril, 1961) explicó cómo resolver tales problemas con ayuda de dirígrafos, si bien su método no aplica directamente los grafos dirigidos, sino más bien sus matrices de adyacencia. Expondré aquí un procedimiento comparable al suyo, pero que utiliza los propios dirígrafos. Los primeros en darlo a conocer fueron Robert Fraley, Kenneth L. Cooke y Peter



Matriz del problema de canibales y misioneros

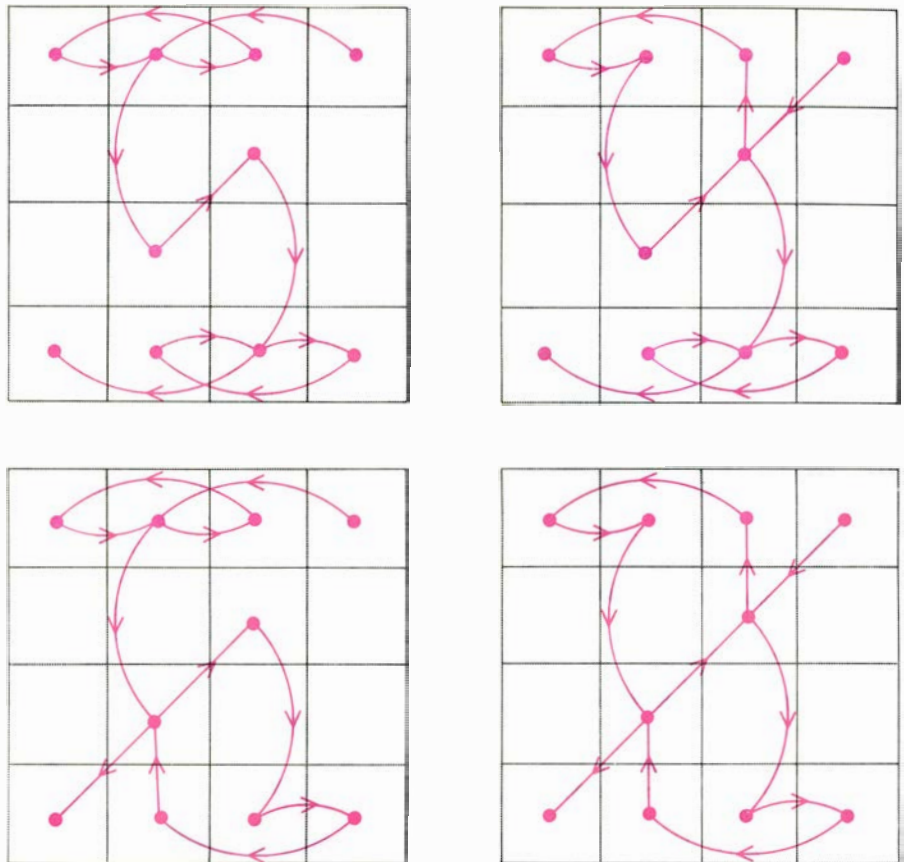
Detrick, en su artículo "Graphical Solution of Difficult Crossing Puzzles" (*Mathematics Magazine*, Vol. 39, n.º 3, págs. 151-157; mayo, 1966). El artículo, con algunas ampliaciones, ha sido reproducido en el capítulo 7 de *Algorithms, Graphs and Computers*, escrito por Cooke, Richard E. Bellman y Jo Ann Lockett (Academic Press, 1970). La exposición siguiente está basada en ese capítulo.

Denotemos m al número de misioneros, c al de canibales, y fijémonos en todos los posibles estados que podamos tener en la orilla derecha. (No es necesario preocuparse de la situación en la margen izquierda, porque el estado de una orilla determina por completo el de la otra.) Como m puede ser igual a 0, 1, 2 o 3, y lo mismo para c , habría 4×4 , es decir, 16 estados posibles, que podemos representar cómodamente mediante la matriz de la ilustración superior de la página opuesta. Por otra parte, seis de estos estados son inadmisibles, por ser más los canibales que los misioneros en alguna de las dos orillas. Los 10 estados aceptables que todavía quedan se marcan, dibujando un punto en cada una de las correspondientes 10 casillas de la matriz.

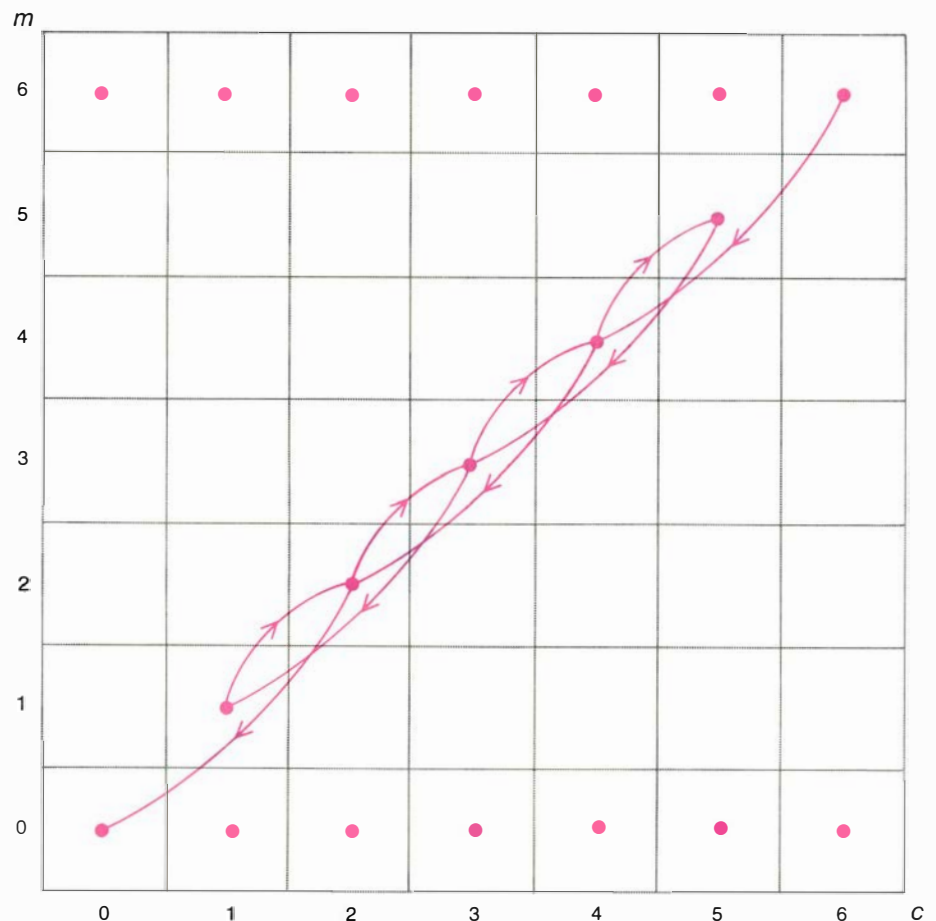
La siguiente etapa consiste en conectar esos puntos mediante líneas que pongan de manifiesto todas las transiciones posibles entre dos estados aceptables, correspondientes al paso de una o dos personas al otro lado del río. Resulta así un grafo no dirigido, que podemos ver en la ilustración inferior de la página precedente. Este grafo se transforma entonces en grafo mixto señalando con flechas la dirección de cada transición. Para transformar el grafo no dirigido en grafo mixto deben respetarse las dos reglas siguientes:

1. El objetivo es crear un "paseo" dirigido que comience en el punto del ángulo superior derecho ($c = 3, m = 3$) y concluya en el vértice inferior izquierdo ($c = 0, m = 0$), con lo que todos los canibales y misioneros habrán terminado encontrándose en la orilla izquierda. (Esta ruta ha sido llamada "paseo" y no "camino" ya que por definición los caminos no pueden visitar ningún punto más de una vez.)

2. El paseo dirigido tiene que ir alternando movimientos hacia abajo o hacia la izquierda con movimientos hacia arriba o hacia la derecha, pues cada paso hacia abajo o hacia la izquierda corresponde a un viaje de la orilla derecha hacia la izquierda, mientras que los viajes de retorno, de la ribera izquierda a la derecha, se corresponden con pasos hacia arriba o hacia la izquierda en el diagrama.



Dirigrafos que muestran las cuatro soluciones del problema "canibales y misioneros"



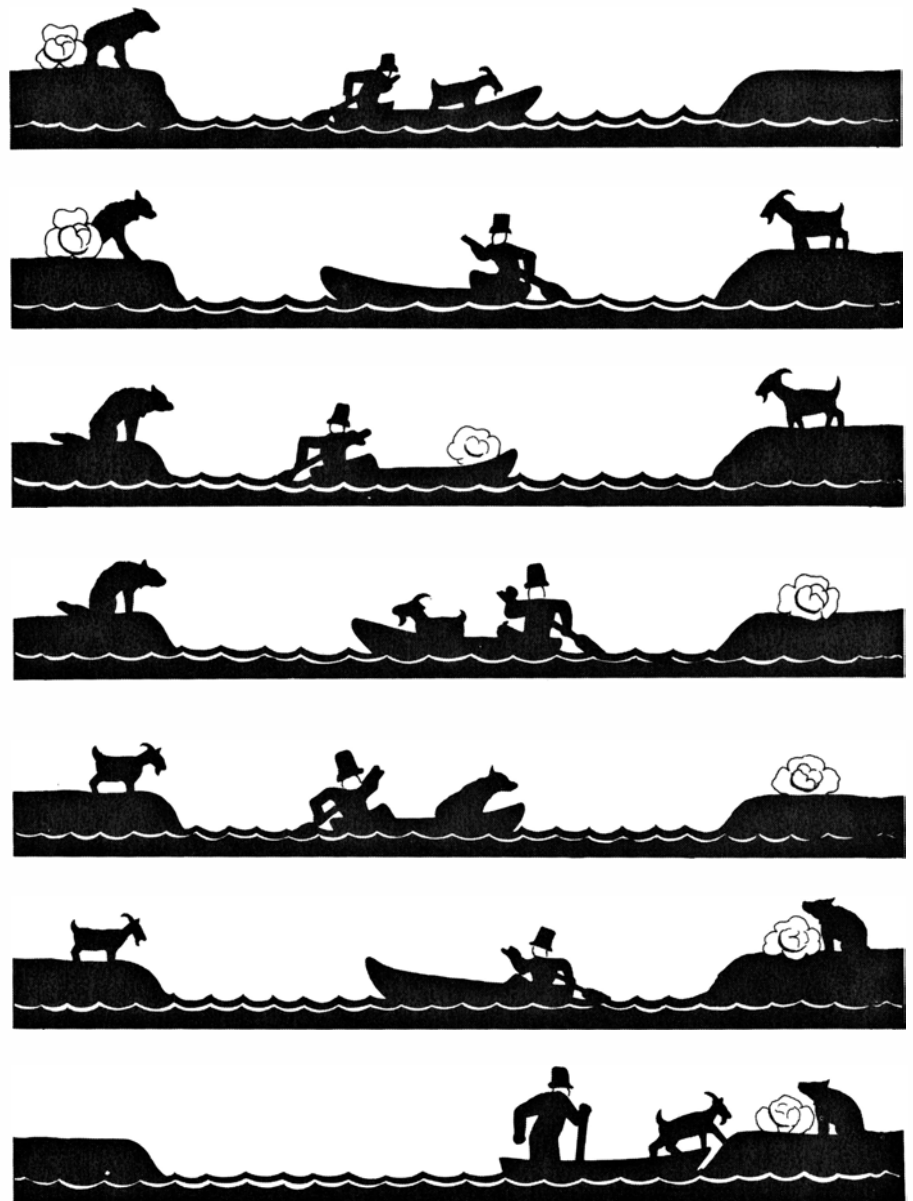
Solución diagonal en nueve pasos, para seis misioneros, seis canibales y un bote para cuatro pasajeros

Teniendo presentes estas reglas cuesta poco tiempo descubrir que solamente hay cuatro paseos que resuelvan el rompecabezas. Sus dirígrafos se muestran en la ilustración superior de la página anterior. Cada paseo realiza la transferencia en 11 movimientos. Observemos que los pasos quinto, sexto y séptimo son idénticos en los cuatro paseos. La existencia de cuatro variantes se debe a que hay dos formas de efectuar los dos primeros pasos, y otras dos análogas simétricas para los dos últimos.

Si modificamos el problema, proponiéndonos ahora transportar cuatro misioneros y cuatro canibales (permaneciendo idénticas todas las demás condiciones), puede verse mediante la técnica del grafo dirigido que no existe solución. Supongamos, pues, que el bote sea más grande, capaz para tres personas, y que tanto en el bote como en las orillas

nunca los canibales puedan superar a los misioneros. En estas condiciones, las ocho personas pueden cruzar sin peligro en tan sólo nueve travesías. Con un bote capaz para tres pasajeros pueden cruzar también cinco canibales y cinco misioneros (en 11 pasos); en cambio, seis canibales y seis misioneros no podrían.

No es difícil ver que dado un bote capaz para cuatro o más pasajeros, cualquier grupo dividido por igual en misioneros y canibales puede ser transferido sin riesgo al otro lado del río. Sencillamente, basta que un canibal y un misionero se encarguen de remar e ir transportando a los demás por pares misionero-canibal hasta terminar la tarea. Sea n el número de canibales (o de misioneros). Si el bote admite como máximo cuatro pasajeros, el problema es resoluble en $2n - 3$ pasos. Si la capacidad del bote es un número par y mayor



Solución del problema del lobo, la cabra y el repollo

que cuatro, es evidente que en cada viaje puede cruzar más de un par misionero-canibal. La técnica de mantener siempre el mismo número de canibales y misioneros en cada ribera se traduce en un diagrama a modo de trenza, que desciende por la diagonal de la matriz del problema, como podemos ver en la ilustración inferior de la página 115. Este dirígrafo de nueve pasos resuelve el problema de canibales y misioneros cuando n es igual a 6 y el bote tiene capacidad máxima de cuatro personas.

Cuando la capacidad de la barca es un número par mayor o igual que 4, el método diagonal proporciona siempre la solución óptima. Si el número n de canibales es precisamente uno más que la capacidad del bote (que es número par mayor o igual que cuatro), siempre hay una solución mínima en cinco pasos. En realidad, el método diagonal es más potente de lo que este último caso hace pensar. Con un bote capaz para un número par de pasajeros, mayor que 4, el método produce siempre una solución mínima, en cinco pasos, para cualquier caso comprendido entre $b + 1$ canibales y $(3b/2) - 2$, siendo b la capacidad de la barca.

Cuando el número de pasajeros que la barca es capaz de transportar sea impar, no siempre se obtiene la solución óptima descendiendo por la diagonal. Por ejemplo, si el bote tiene sitio para cinco, y n es igual a 6, el método diagonal da la misma solución en nueve movimientos que se ve en la ilustración inferior de la página 115, pero el problema tiene también otra solución en sólo siete pasos. ¿Sabrá el lector encontrar una de las numerosas soluciones de siete pasos para el caso de seis canibales y seis misioneros cuando el bote tiene capacidad para cinco pasajeros? Tenemos aquí el más sencillo de una infinidad de ejemplos donde, para botes de capacidad impar, existen métodos superiores al procedimiento diagonal. (Estoy despreciando ahora los casos triviales de botes de capacidad uno o tres, donde el método diagonal no puede funcionar de ningún modo.) Por orden de dificultad, el caso siguiente es el de n igual a 10 y un bote de siete pasajeros.

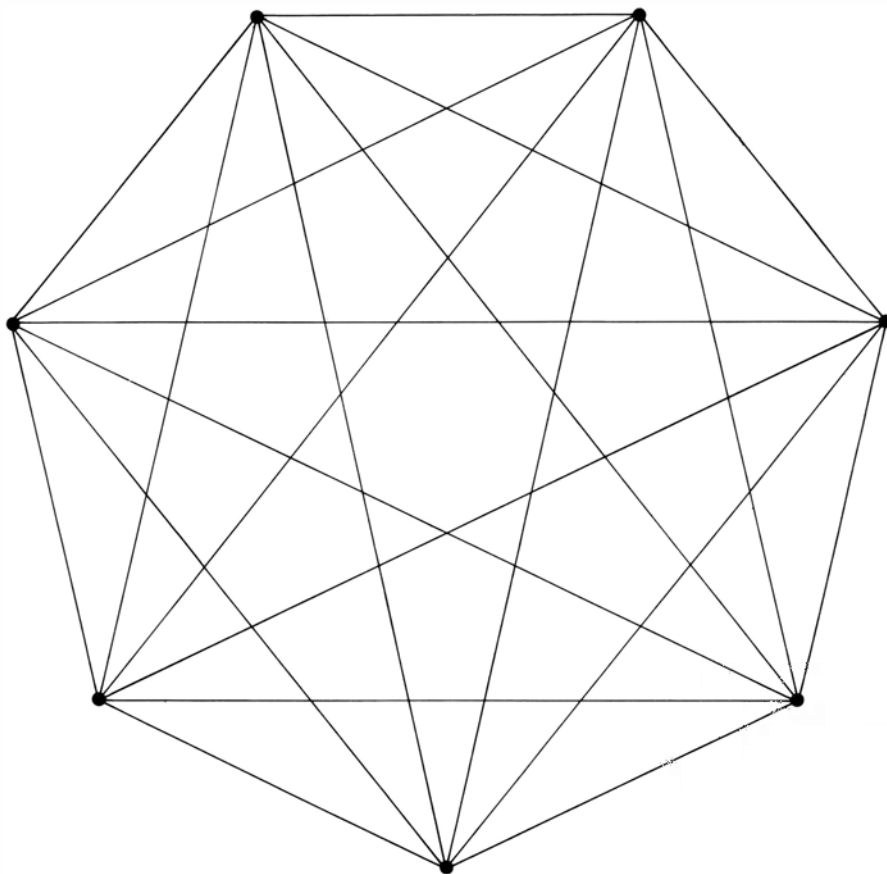
El método del grafo dirigido puede aplicarse a casi todos los tipos de problemas de travesía. Un famoso problema, que se remonta por lo menos al siglo VIII, se refiere a tres maridos celosos y a sus esposas, quienes necesitan cruzar un río en un chinchorro de sólo dos plazas. ¿Cómo conseguirlo sin que nunca se encuentren a solas una de las mujeres y un hombre que no sea su marido? Construyendo el dirígrafo del problema se des-

cubre con cierta sorpresa que la solución sean los mismos cuatro paseos del clásico problema de misioneros y canibales, sin que haya ninguna solución más. La única diferencia —válida también para todas las generalizaciones del problema en su versión “maridos celosos”— es que al emparejar hombres y mujeres hay que respetar ciertas restricciones que en la versión canibales-misioneros carecían de importancia.

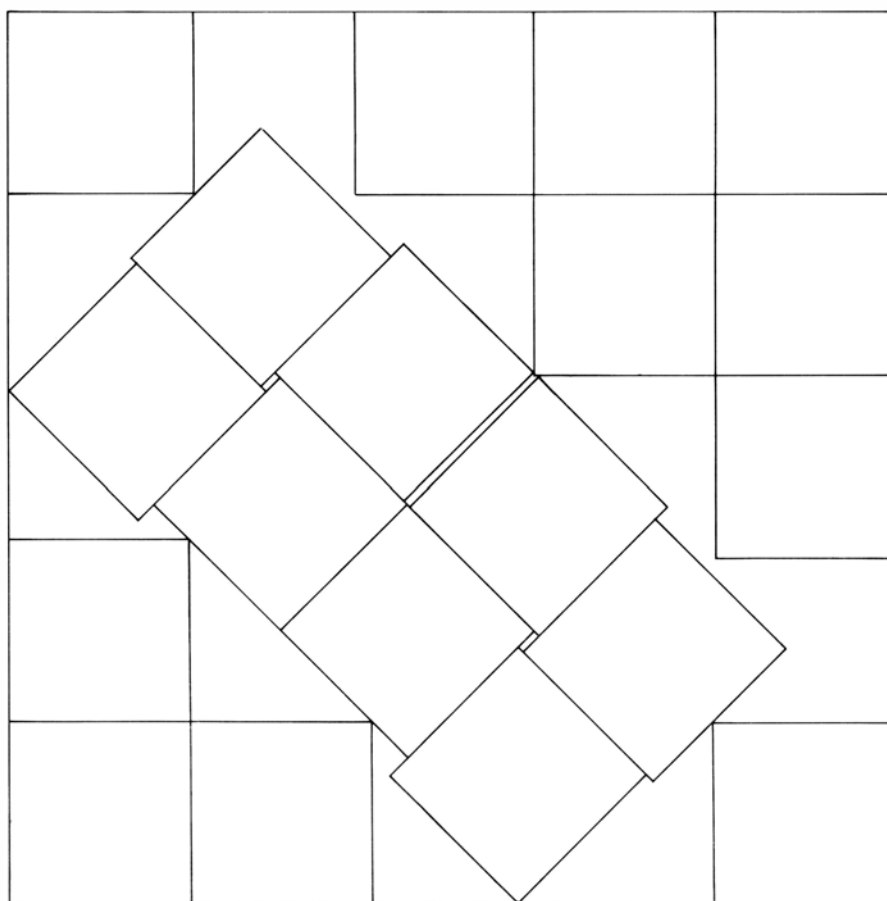
En muchos libros de problemas se encuentran variantes aún más exóticas del problemas de canibales y misioneros. Por ejemplo, en ciertos casos, solamente algunas personas son aptas para remar. (En el problema clásico, si suponemos que únicamente haya un canibal y un misionero que sepan remar, la solución requiere 13 travesías.) Puede suceder que el bote además de capacidad máxima exija una tripulación mínima (mayor que uno). O tal vez haya más misioneros que canibales, mas, para encontrarse a salvo, sea necesario que los misioneros superen siempre en número a los canibales. Quizás un islote en el centro del río pueda servir de punto de relevo, o bien ciertos emparejamientos de individuos tengan que ser evitados, por ser sus caracteres tan incompatibles que no se los pueda dejar solos.

Un antiguo problema de este último tipo (que también se remonta hasta el siglo VIII) habla de un hombre que desea conducir un lobo, una cabra y una col a través de un río, en una barca en la que solamente puede llevar cada vez a uno de los tres. No puede dejar solos y juntos a la cabra y al lobo, ni tampoco la cabra con el repollo. Hay en este caso dos soluciones mínimas, ambas de siete viajes. Una de ellas se muestra en la ilustración de la página precedente; ha sido tomada de *Moscow Puzzles*, de Boris A. Kordemski (Charles Scribner's Sons, 1972). Los lectores interesados en este tema pueden encontrar una buena selección de problemas de travesías en los libros de Henry Ernest Dudeney, experto inglés en matemática recreativa.

Solamente tengo espacio para otro problema más de grafos dirigidos. Paul Erdős ha demostrado que en un dirígrafo completo de n puntos, cuando n sea menor que 7 será imposible trazar las flechas de forma que para todo par de puntos elegidos en el grafo exista siempre un tercer punto, a tomar de forma conveniente, de manera que desde él sea posible alcanzar en un solo paso cualquiera de los dos primeros. La ilustración superior de la página siguiente muestra un dirígrafo completo de siete puntos. Imaginemos que los puntos sean ciudades enlazadas por ca-



Problema de la tercera ciudad de Paul Erdős



*Empaquetamiento de 19 cuadrados unitarios
en un cuadrado de lado $3 + (4/3)\sqrt{2}$, aproximadamente 4,885 +*

reteras de dirección única. El problema que proponemos al lector consiste en marcar cada carretera con una flecha de forma que para cualquier par de ciudades que se especifique, siempre haya una tercera ciudad desde la cual se pueda ir directamente por carretera hasta las otras dos. El mes que viene daré la solución de Erdős y la referencia del artículo donde analizar el problema general.

El problema de coloreado de mapas propuesto el mes pasado fue tomado de la colección de rompecabezas de Howard P. Dinesman, *Superior Mathematical Puzzles, with Detailed Solutions* (Simon and Schuster, 1968). Podemos resolverlo como sigue: Nevada está rodeada por un anillo de cinco estados: Oregón, Idaho, Utah, Arizona y California. Supongamos que Nevada haya sido pintada del color 1. Si solamente se usaran tres colores, los estados del anillo tendrían que pintarse de los colores 2 o 3 para entrar en conflicto con Nevada, y estos dos colores han de ir alternándose alrededor del anillo. Sin embargo, como el anillo está formado por un número impar de estados (cinco) no hay forma de evitar que estados adyacentes sean del mismo color. Por consiguiente, un cuarto color es necesario.

Esta propiedad de los anillos formados por número impar de regiones tiene importante papel en la teoría de coloreado de mapas. Observemos cómo se aplica al País de Oz, de L. Frank Baum. Oz consta de cinco regiones; en cada una de ellas el horizonte tiene un color predominante. La Ciudad Esmeralda, verde, está rodeada por un anillo formado por el país Winkie, amarillento, el país de Quadling, rojo, el país de Munchkin, azul, y el país Gillikin, de color morado. Rodeando a todo Oz está el gran desierto mortal. Dado que cuatro es número par, el mapa de Oz podría pintarse con sólo tres colores, aunque como es obvio, ningún cartógrafo de Oz tendría la ocurrencia de usar menos de cinco colores para Oz, más un sexto para el gran desierto.

El pasado mes de enero di una solución perfeccionada del problema de empaquetar 19 cuadrados unitarios en un cuadrado mínimo, sin superposición. La solución ha sido perfeccionada por segunda vez. Robert T. Wainwright fue el primero de los muchos lectores que cayeron en la cuenta de que los ocho cuadrados que componen el rectángulo oblicuo podrían desplazarse como se ve en la ilustración inferior de esta página. Con este reajuste, el lado del cuadrado envolvente puede deducirse a $3 + (4/3)\sqrt{2}$, es decir, 4,885 +

Taller y laboratorio

En busca de trilobites y crinoideos fosilizados

Jearl Walker

He pasado unos meses en Ohio coleccionando fósiles. Las zonas de excavación eran unas veces arcillosas y calizas otras. Ohio tiene una amplia variedad de fósiles en excelente estado de conservación. En el presente artículo voy a referirme a fósiles marinos, en especial a los trilobites y crinoideos, aunque también me ocuparé de algunas plantas fósiles encontradas en la zona centro-oeste de dicho estado. Haré especial hincapié en las bases fundamentales para coleccionar fósiles, a saber: cómo dar con un buen yacimiento, cómo recuperar las muestras y cómo limpiarlas.

Son muchos los aficionados especialmente interesados por los trilobites y crinoideos. Los trilobites eran artrópodos que se distinguían por la división de su cuerpo en tres lóbulos: dos laterales y un tercero central. El cuerpo se dividía además en céfalon (cabeza), tórax (parte central del cuerpo) y pigidio (cola). Los trilobites fueron probablemente animales carroñeros que se arrastraron sobre el fondo del océano, alimentándose de desechos biológicos. Tenían patas, pero tanto éstas como los demás apéndices se han conservado muy raramente en los fósiles. El exoesqueleto, más duro, se halla bien conservado en las arcillas de Ohio.

Los crinoideos eran un antiguo grupo de equinodermos. Algunos flotaban libres, pero en su mayoría se adherían al fondo por medio de un pedúnculo y algunas protuberancias a modo de raíces. Estos crinoideos se parecían más a las plantas que a los animales; semejaban lirios creciendo en plataformas como si de un jardín se tratase. El cuerpo tenía forma de taza (disco caliciforme) y la boca, en la región superior, la rodeaban cinco brazos fuertes y flexibles. Aunque el disco, brazos y pedúnculo se han conservado fósiles, es difícil hallar y extraer de las rocas un crinoideo entero sin que sufra daños irreparables. Normalmente, los coleccionistas descubren sólo partes de los crinoideos; pero estas partes pueden revelar mucho acerca de la naturaleza de esos remotos animales.

La manera más fácil de "descubrir" un yacimiento fósil es haciéndose acompañar de un experto, pero si no se nos presenta tal oportunidad, podemos nosotros mismos acometer esa labor detectivesca. La mayoría de los yacimientos están en propiedades privadas; hay que solicitar, pues, un permiso de entrada. La legislación suele ser dura con los que infringen la normativa al respecto.

Los cortes hechos en las colinas para abrir carreteras o tender líneas de ferrocarril se cuentan entre los lugares con mayores probabilidades de encerrar fósiles. Deben explorarse esos cortes, buscar fósiles que hayan sido expuestos al exterior; si no hay suerte, se excavará en cualquier saliente que tenga aspecto de roca sedimentaria. En el caso de dar con alguna muestra, habrá que proseguir en nuestra labor arqueológica. Las laderas de las carreteras recién construidas son muy prometedoras, aunque también sea preciso, quizás, el permiso correspondiente. Cuando se construyó la autopista de Cleveland hace unos años, los empleados que removían la tierra se encontraron con un magnífico depósito de peces fosilizados a escasos minutos de mi despacho de trabajo. El museo de Historia Natural de Cleveland desenterró cuidadosamente los fósiles y ahora alberga una extraordinaria colección de fósiles de peces. El depósito era pequeño, y aunque otros compañeros y yo hemos seguido buscando por los esquitos cercanos (el lugar exacto del yacimiento está cubierto ahora por la autopista), no hemos encontrado ningún otro pez fósil.

Otro lugar adecuado para investigar es a lo largo de los lechos de los ríos que cortan tierras y rocas. Andando por la orilla del cauce, hemos de fijarnos en los posibles fósiles incrustados en las rocas. Cabe el que se haya desprendido un fragmento de roca; si se advierte en la superficie expuesta una planta o animal fósil, conviene investigar las orillas del río en busca del origen de la arcilla o caliza de donde procede la roca.

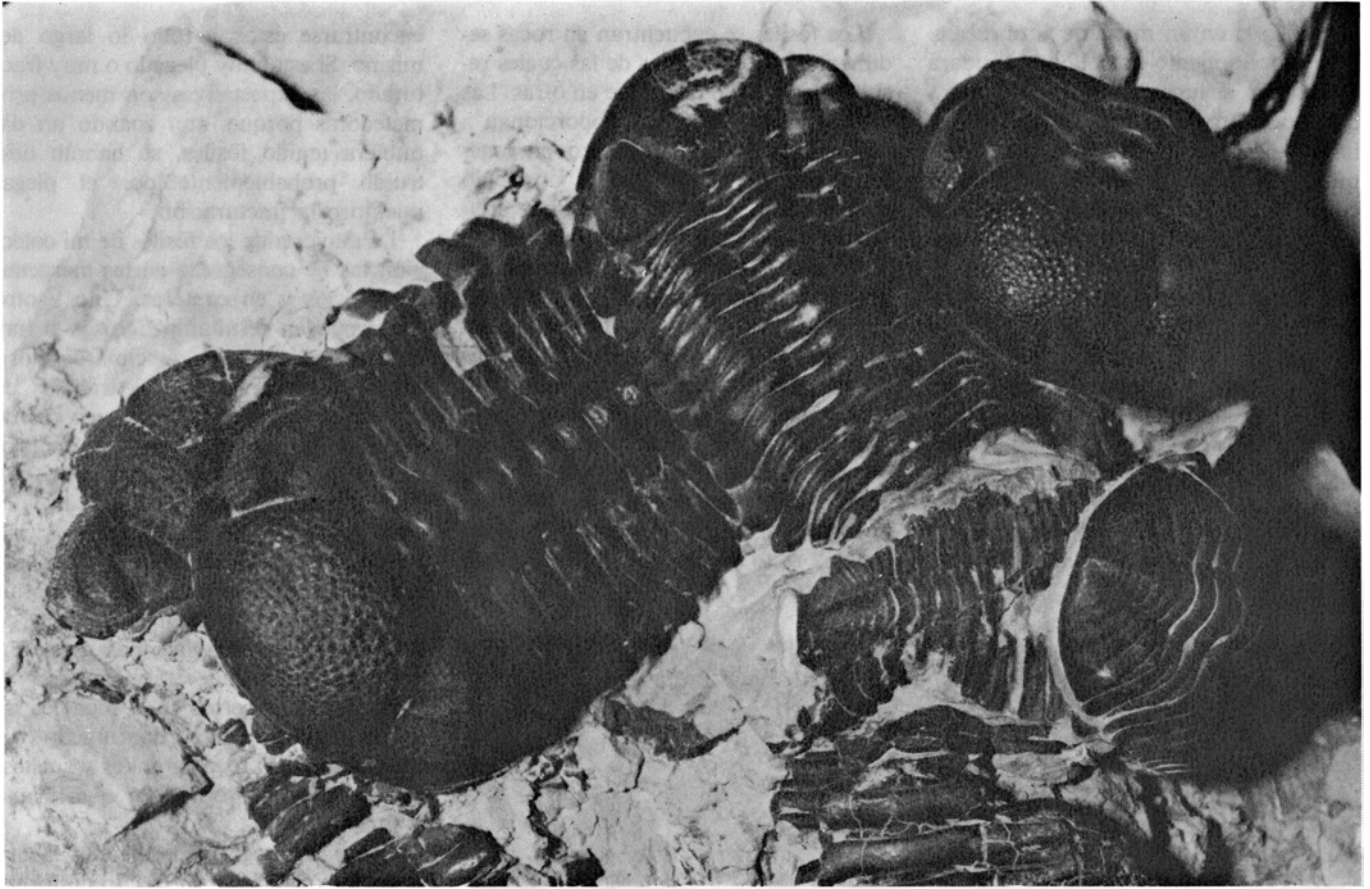
Mi amigo Edgar Roeser me llevó a un río cerca de Cincinnati donde podían en-

contrarse restos de trilobites en las paredes del cauce y donde eran visibles algunos otros fósiles en la dura caliza del curso. De todas formas, la mayor parte de la roca que el estiaje dejaba visible resultó ser casi estéril, mostrando sólo especies comunes o muy pobres. Nosotros buscábamos un tipo particular de trilobite conocido como "flexicalimeno". Después de haber descubierto algunos fósiles en un horizonte determinado, Roeser me mostró cómo ese horizonte se remontaba río arriba y desaparecía en el agua. Después de extrapolar mentalmente el nivel del horizonte, revolvimos en el río en un lugar adecuado y empezamos a sacar fragmentos de arcilla del fondo. Al cabo de unas horas, quien más quien menos había recuperado unos cinco "flexis", algunos en muy buen estado (para llegar a ese yacimiento Roeser me hizo andar varios kilómetros por entre hiedra venenosa y robles. Las erupciones que me produjeron y que me duraron dos semanas por poco me enloquecen, pero los "flexis" merecían la pena).

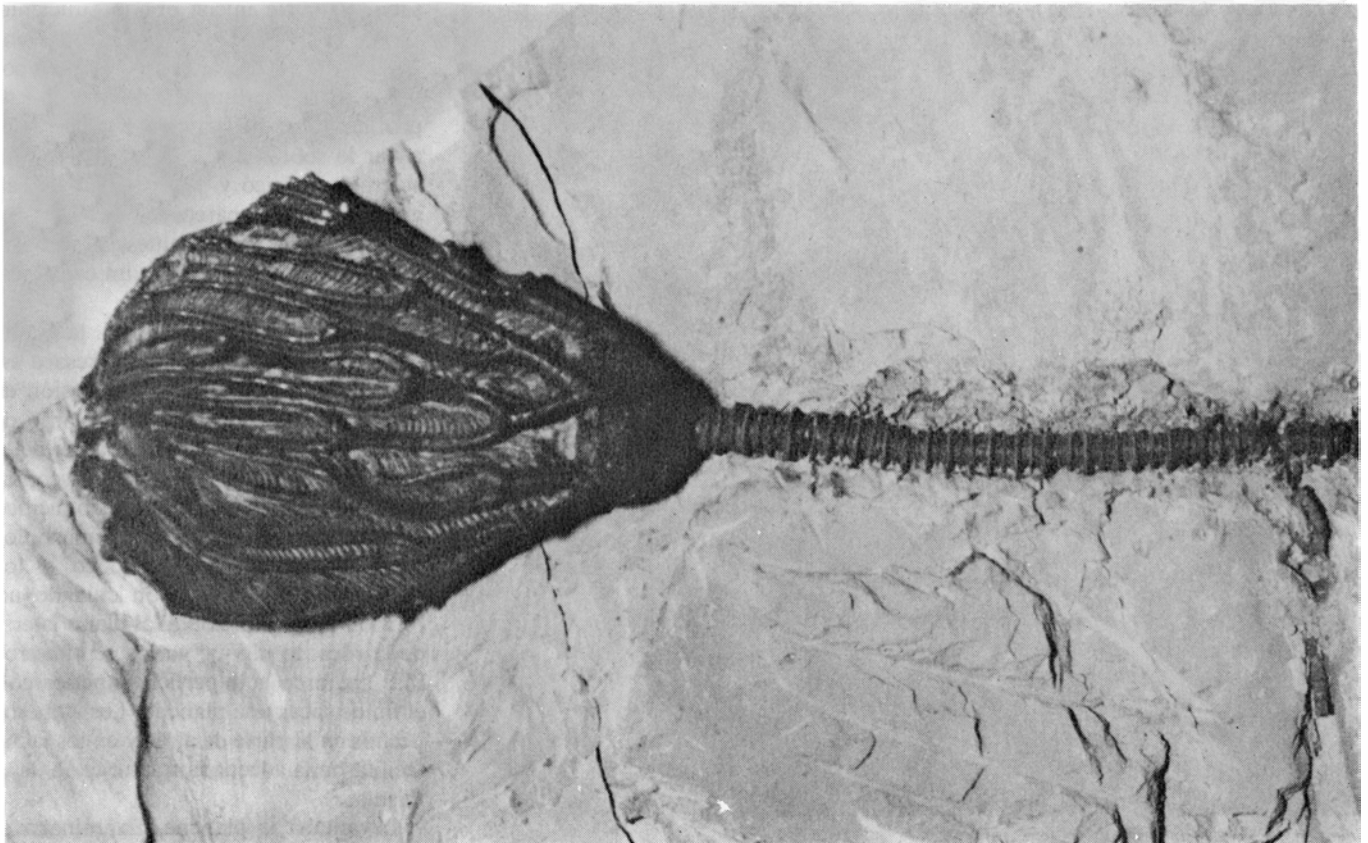
Otros lugares apropiados para hallar fósiles son las minas y las canteras abandonadas. (¡No debe entrarse nunca en el túnel de una mina abandonada!). La roca suele hallarse astillada en esos sitios por los barrenos y disgregada por la exposición a la intemperie. Mucha gente prefiere este tipo de situación porque apenas hay que cavar. En una cantera próxima a Toledo (Estados Unidos) me encontré con un coleccionista especialmente adepto a esta clase de búsqueda. Era muy hábil encontrando "rodillos" (trilobites arrollados) que yacían, segmentados y apiñados, en la cantera. Supongo que le produjo un inmenso placer enseñarnos sus enormes "rodillos" (cada uno tenía cinco centímetros de diámetro más o menos), después de que mis amigos y yo habíamos pasado medio día explorando el lugar bajo un implacable sol de estío para recoger apenas fragmentos dispersos aquí y allá de trilobites no muy grandes.

La mejor pieza que cobré en todo el verano fue un trilobite que saqué de un pozo en la primera hora de mi primera expedición a la "captura" de fósiles. Se trataba de un "rodillo" pequeño, de unos dos centímetros y medio de diámetro, cuyo estado de conservación era casi perfecto. Las facetas de sus ojos compuestos podían distinguirse con nitidez. Todos los demás que hallé en la zona hubo que extraerlos, con sumo esfuerzo, de las paredes de la cantera.

Supongamos que hemos ya localizado la situación de una zona de fósiles. Se impone entonces cartografiar la zona o



Grupo de trilobites fosilizados encontrados en Ohio



Crinoideo fósil

identificarla en un mapa de gran escala. Este procedimiento no sólo nos ayudará a recordar el lugar, sino que permitirá que otros prosigan las indicaciones. Si hay que señalar muchos yacimientos en un único mapa, podemos completarlo con el tipo y abundancia de fósiles existentes en cada uno. Si el mapa es topográfico o geológico, podrá predecirse la situación de otros posibles yacimientos de fósiles en la zona.

Fósil que se recoge, fósil que hemos de etiquetar. Se apunta el nombre del lugar de hallazgo y la fecha de éste en la caja donde se guarden. Se aconseja indicar también la profundidad o nivel de procedencia. Al regresar a ese lugar, se podrá continuar trabajando en el mismo nivel.

Los fósiles se encuentran en rocas sedimentarias, en algunas de las cuales resulta más fácil trabajar que en otras. Las piedras calizas de Ohio proporcionan a veces buenos ejemplares; pero, en general, su dureza constituye un obstáculo para la recolección de fósiles. Las arcillas de Ohio, más suaves y fáciles de abrir para localizar los fósiles, permiten una investigación más extensa por día que en el caso anterior. Además, cuesta mucho menos extraer un ejemplar de las suaves arcillas que de la roca más dura.

Si la roca fosilífera se encuentra en el lateral de un corte, tal como el abierto por una carretera, debería poder verse la continuación del estrato en el lado opuesto y contiguo del corte. Si el estrato es recto y contiene fósiles, pueden

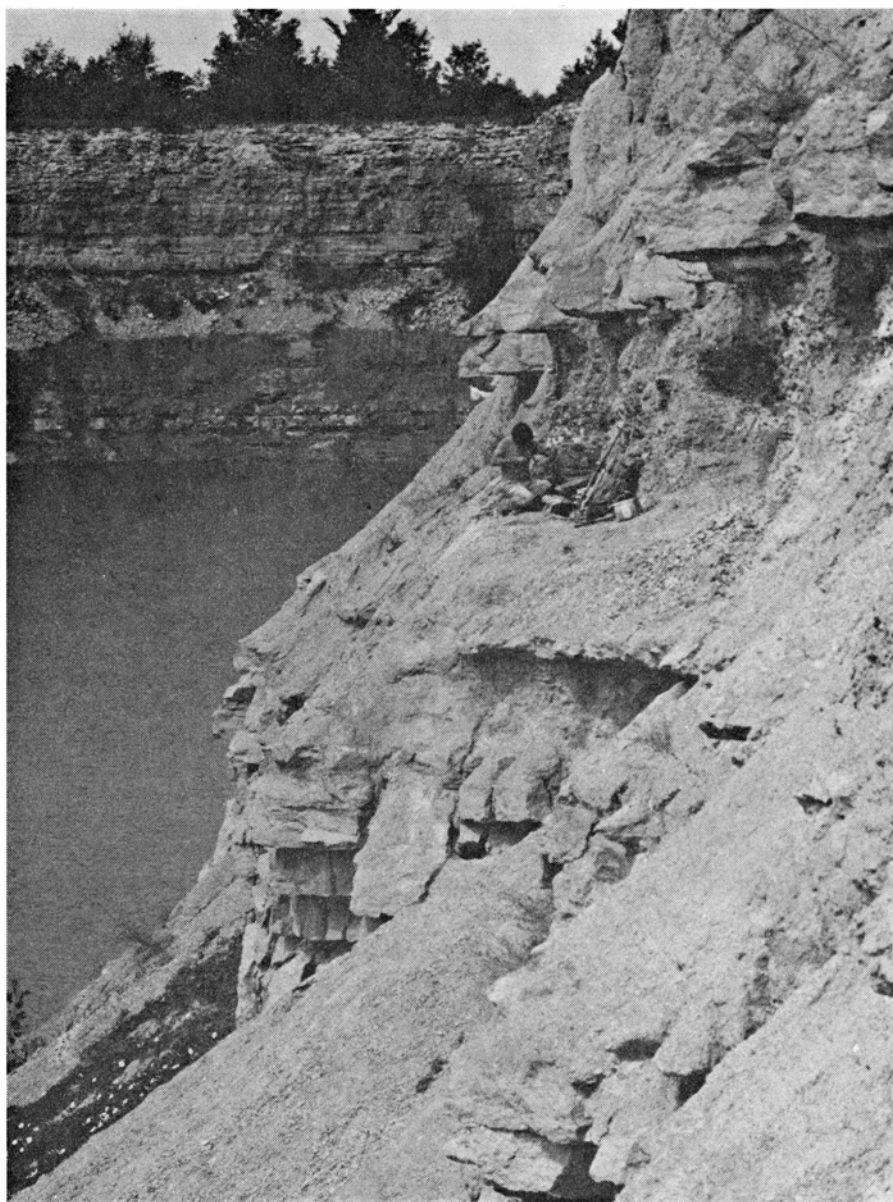
encontrarse éstos a todo lo largo del mismo. Si está muy plegado o muy fracturado, las expectativas son menos prometedoras porque, aun cuando un día hubiera tenido fósiles, se habrán destruido probablemente por el plegamiento o la fracturación.

La mayoría de los fósiles de mi colección los he conseguido en las márgenes de los ríos y en canteras. Uno y otro lugar pueden resultar peligrosos si hay mucha roca suelta por encima del horizonte de recogida. En los trabajos de cantera suelen quedar grandes rocas de arcilla al descubierto que parecen prometedoras. A Jeff Aubry, que posee una renombrada colección de fósiles de Ohio y los estados limítrofes, le cayó en cierta ocasión una roca en la cantera donde estuve el último verano; permaneció inconsciente durante algunas horas, y, si se hubieran desprendido más rocas podrían haberle matado. Aun cuando presumamos de expertos en la recogida de fósiles, hemos de andar con mucho cuidado al socavar rocas grandes y sueltas, por atractivo y prometedor que resulte el lugar.

Como estrategia general, una ladera se cava explanando un trecho de forma que podamos levantar y examinar las planchas de roca. Cuando trabajaba en una ladera, empezaba a cavar bastante más arriba del estrato que me interesaba. El corte inicial era lo suficientemente alto como para permitir que una línea recta vertical cruzara el estrato por lo menos a una distancia de un metro de profundidad de la ladera. Me llevó horas cavar lo sobrante, con un esfuerzo considerable de pico y pala. Aunque en alguna ocasión aparecían, en este sobrante, fósiles interesantes, lo normal era que sólo nos reportara un cansancio agotador.

Una vez clareado el trecho, la arcilla del horizonte que a mí me interesaba estaba al descubierto en una extensión de varios metros cuadrados. A lo largo de los laterales y de la parte de atrás de la zona expuesta, clavé largos escoplos hasta una profundidad de cuatro o cinco centímetros, con ayuda de un mazo; los aflojé balanceándolos un poco y los quité. Introduje luego con cuidado un formón largo, horizontal al plano lateral de la roca; lo hiqué varios centímetros más abajo de la superficie superior con el fin de sacar una plancha. Los agujeros hechos en la parte de atrás y en los lados facilitaron la adecuada fracturación de la misma.

Levantaba la plancha. Examinaba el fondo de ésta y la parte superior de la capa de arcilla subyacente. Si no veía fósiles po-



Buscador aficionado de fósiles en una repisa de una cantera próxima a Toledo (Estados Unidos)

nía la plancha de canto y la abría más veces golpeando con un escoplo pequeño o con un destornillador hacia el borde opuesto, ayudándome con el martillo. Aunque la arcilla se abre con facilidad, debe hacerse esta operación con mucho cuidado. He llegado a destruir trilobites preciosos por golpear demasiado fuerte.

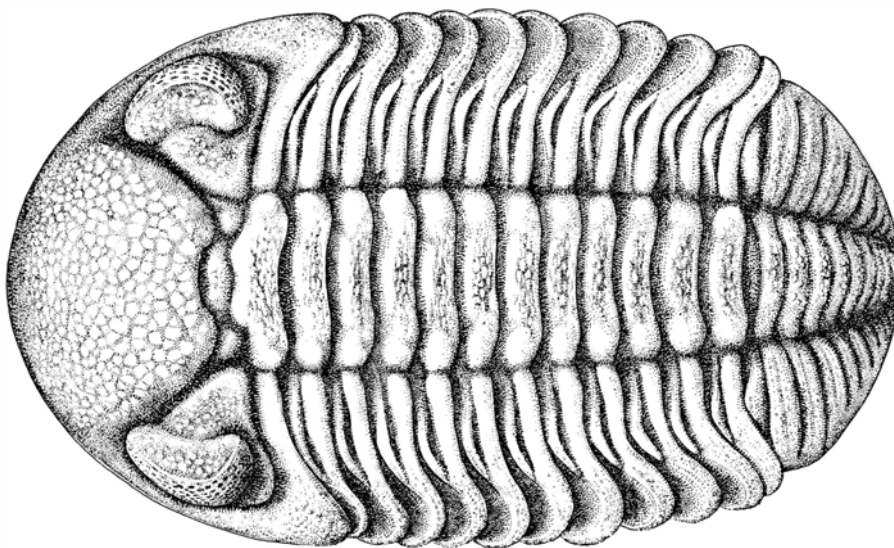
La labor de cavar y preparar las planchas es un trabajo muy duro, que puede ocuparnos horas e incluso días. Las ventajas de un trabajo prolongado y detallista aparecen cuando levantamos una plancha que encierra buenos ejemplares. Los fósiles simples pueden recuperarse cavando directamente en la pared, pero es muy posible que los tipos más delicados como los trilobites o los crinoideos complejos resulten dañados. Por otro lado, constituye un espléndido hallazgo levantar una placa que porte varias muestras de interés; la plancha fósil resultará mucho más impresionante que un simple ejemplar limpio y sacado de su molde.

Scott Vergiels, de Temperance, Michigan, me ha enseñado recientemente una plancha que había obtenido de una cantera próxima a Toledo. Contenia un crinoideo completo y siete trilobites. Era algo maravilloso. Vergiels me habló también de otra placa que había sacado Aubry de la cantera, y que contenía hasta 26 trilobites completos.

A no ser que el fósil que se descubra sea claramente sólido (algunos braquiópodos pueden serlo mucho), hay que dejarlo en su molde hasta llegar a casa. No soy partidario de limpiarlo en el campo. Si parte del fósil estuviera roto habrá que recoger los trocitos. Se pegan in situ al molde, de modo que pueda luego reconstruirse. Para ello servirá una cola blanca diluida, soluble en agua y, por tanto, que se pueda quitar fácilmente. Si el fósil amenaza ruina, le pongo también un poco de pegamento en los extremos a punto de desprenderse. Con las cerdas de un cepillo podemos introducir pegamento por debajo de los trozos sueltos y asegurarlos así en unos minutos.

Muchos coleccionistas de fósiles prefieren transportar todas las planchas, excepto las muy grandes, en cestas. Si se usa una cesta o una caja, nunca pondremos un ejemplar sobre otro porque se estropean con facilidad. Si se envuelven los ejemplares en periódicos, servilletas de papel o gomaespuma, se pueden transportar en una mochila.

Con un cepillo de dientes viejo o incluso con un imperdible, podremos hacer la primera limpieza de muchos especímenes fósiles. Hube de andar con

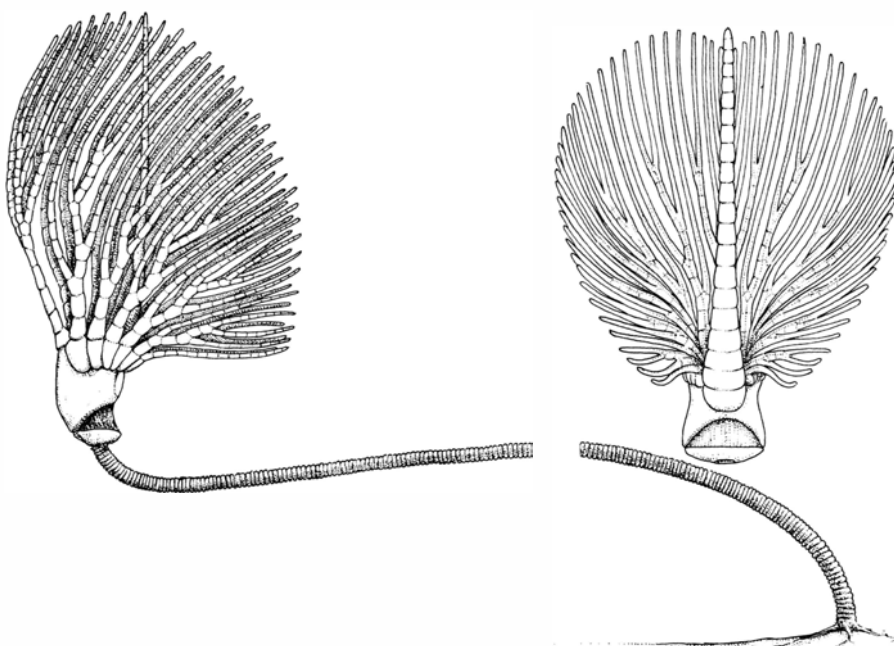


Phacops rana milleri, trilobite del Devonico medio

tiento con un fósil de trilobite que encontré en la arcilla; para quitar la arcilla de las grietas de los trilobites y dejar al descubierto las extremidades de los crinoideos se recurre a puntas metálicas.

Se puede realizar una limpieza excelente con una pistola de aire comprimido (un equipo de chorreo de arena miniatura) que muchos coleccionistas de fósiles han adquirido, a pesar de que su precio es hoy bastante elevado. La pistola arroja un polvo muy fino por una pequeña boquilla que se dirige al ejemplar en sentido oblicuo, eliminando la matriz sin dañar el fósil. Se pueden conseguir distintos tipos de polvos para diferentes tipos de fósil. Por ejemplo, un

polvo duro (óxido de aluminio) puede ser el mejor para un braquiópodo duro, un polvo más blando (bicarbonato sódico) para el delicado trabajo que requiere limpiar un crinoideo. Si el fósil es más duro que la matriz que le rodea, la corriente de polvo se dirige a la superficie del fósil en ángulo oblicuo y la matriz de cal desprendida por el impacto. Cuando el fósil es más blando que la matriz, el chorro debe dirigirse hacia la matriz, para no alterar el fósil. La pistola de aire comprimido se utiliza únicamente si existe diferencia entre la dureza de la matriz y la del fósil, de suerte que el impacto del polvo pueda romper el recubrimiento de arcilla.

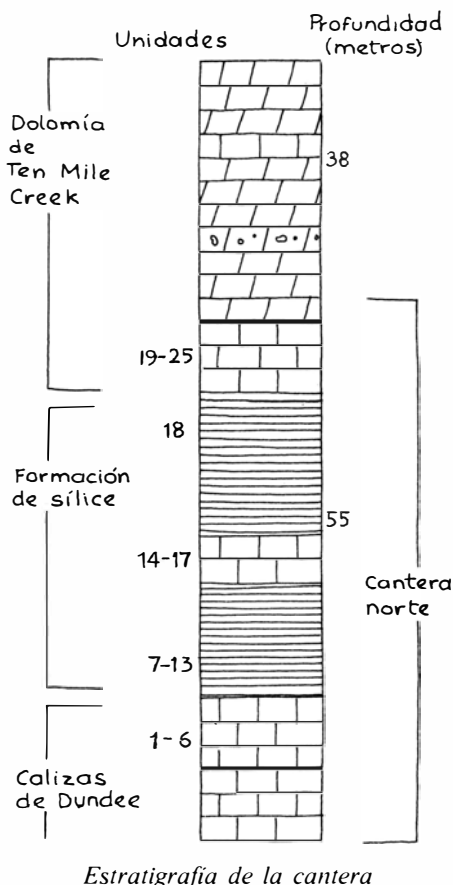


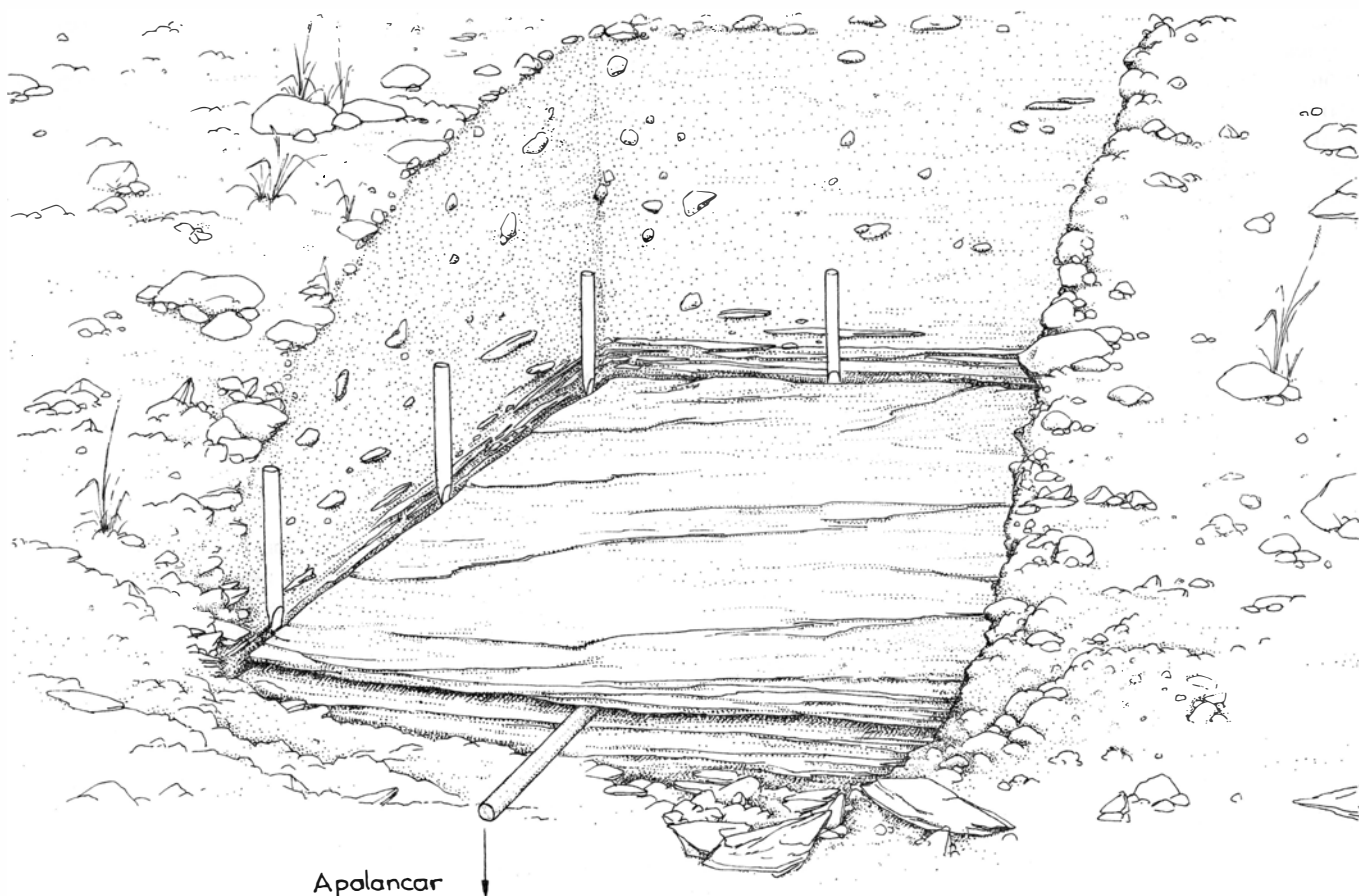
Cunctocrinus fortunatus en visión de perfil (a la izquierda) y dorsal

La matriz o el molde en que se encuentra el fósil puede cortarse hasta un tamaño conveniente y aplanar entonces su parte posterior con un taladro casero provisto de un disco abrasivo (que se vende en ferreterías). El disco se monta en el taladrador como se acopla una broca. El alisamiento de la parte trasera de la roca (la matriz, no el fósil) permite pegarlo a un tablero. Roeser ha unido montajes de algunos de sus fósiles pegando la parte trasera alisada a un lienzo

Una carretera corta la cantera en sector norte y sector sur. El sector meridional es más adecuado para los coleccionistas por hallarse todavía en explotación. El sector septentrional no se ha explotado durante años y está abierto a coleccionistas aficionados, aunque ha llegado a mis oídos el rumor de que los nuevos dueños van a cerrarla pronto. La parte norte está parcialmente inundada por el agua de los alrededores; la flanquean unos acantilados escarpados donde los estratos de caliza y arcilla que contienen fósiles están a la vista.

Para cavar en el acantilado, quité primero la capa de desechos sobre el horizonte elegido y dividí luego grandes capas de roca arcillosa. Por la mañana temprano cavaba en la pared a la altura del rostro, picando y retirando hacia atrás el material medio metro, aproximadamente. El corte medía algo más de





Cómo quitar una capa plana de arcilla

un metro de ancho. Después extendía el corte hacia abajo, picando la caliza dura sin miramientos y prestando más atención en el terreno arcilloso. La mayor parte de la arcilla estaba disgregada porque se hallaba cerca de la superficie. La filtración de agua la había hecho tan quebradiza que se deshacía en mis manos. Sólo hallé braquiópodos muy duros.

Mediada la tarde, había rebajado el terreno por encima de las rodillas. El corte profundizaba más en la pared debido a la pendiente. La arcilla, menos suelta, podía hendirse en grandes placas. En ese nivel empecé a trabajar más despacio por miedo a romper los fósiles. Algunos de mis amigos más robustos consiguieron sacar placas de hasta 50 kilogramos y más. Estas placas tan grandes son de muy difícil manejo, pero ahorran mucho tiempo al coleccionista. Un viejo aforismo conocido entre buscadores de fósiles reza así: cuanto más pueda cavarse en un lugar prometedor, mayores serán las oportunidades de hallar ejemplares raros y preciados. Algunos de mis amigos trabajaban cual palas humanas, haciendo grandes cortes en la ladera al día.

Cuando me acercaba a un buen espécimen, disminuía el ritmo de mi trabajo. Normalmente un trilobite arrollado era lo bastante fuerte como para que tanto él como su matriz pudieran ser desprendidos de una gran plancha sin grave peligro de su integridad. Los trilobites planos y todos los crinoideos requerían mayor cuidado. En general había que aplicarles un poco de pegamento blanco diluido antes de poder sacar su matriz sana y salva de la plancha. No es fácil extraer ilesos los crinoideos si la suerte no nos acompaña y acertamos romper en dos la plancha justo por el sitio adecuado. Pero si la fortuna nos es esquiva, habrá que trabajar con paciencia empleando pequeños formones y delicados golpes de martillo para seguir toda la longitud de un crinoideo y extraer la plancha en la que se encuentra. No hay espectáculo más frustrante que una línea de fractura que atravesase un espécimen formidable de crinoideo o trilobite.

Los trilobites cambiaban la concha periódicamente a lo largo de su vida, mudando su exoesqueleto para formar otro nuevo y mayor. Estas mudas son relativamente abundantes en las arcillas, a veces resultan decepcionantes cuando

uno esperaba recuperar un trilobite entero. Yo encontré un trilobite que había muerto después de la muda y antes de que su nuevo exoesqueleto se endureciera. Estos ejemplares, que los coleccionistas llaman "conchas blandas", son difíciles de hallar pues se confunden con el color de la arcilla mejor que un trilobite fósil normal; también cuesta más su recuperación total debido a la fragilidad del fósil. Los apéndices y la parte blanda inferior fosilizados de los trilobites son escasos y no se encuentran en absoluto en la formación de sílice. Los exoesqueletos conservados están constituidos por carbonato y fosfato cálcicos que han endurecido la cubierta original de quitina.

La unidad 9 contiene, además, trilobites, filocáridos, moluscos, grandes braquiópodos y otros muchos fósiles. Uno de mis compañeros, Zarko Ljuboja, excavó una plancha que contenía nueve estrellas de mar fósiles en la misma losa. He presenciado cómo varios trilobites tanto planos como arrollados se desprendían de las arcillas. Desgraciadamente, me encontraba siempre junto a la persona que daba con tan magnífica presa, pero nunca en el lugar preciso para que fuera mía.

De todos los fósiles que he hallado o visto, los trilobites siguen siendo los más fascinantes, particularmente por la vía evolutiva que tomaron. En el mundo se han identificado muchos tipos diferentes de trilobites de distintos tamaños y formas, variando la longitud de los adultos entre seis milímetros y 75 centímetros. Los más antiguos corresponden a los primeros tiempos del Cámbrico (hace unos seiscientos millones de años); en el Paleozoico medio se habían especializado y al final del Pérmico (hace 225 millones de años) decayeron y desaparecieron. Durante su fase de máximo desarrollo abundaron en aguas someras, alimentándose de pequeños organismos y desperdicios orgánicos de los fondos fangosos. A juzgar por la gran cantidad de trilobites del tipo arrollado que se ha encontrado en yacimientos de fósiles, muchos de ellos murieron en una época en que dominaba esa conformación.

Las adaptaciones de los trilobites les indujeron a tomar varios caminos en su evolución. Así, los ojos diferían nitidamente de una especie a otra. Unas tenían ojos pequeños en forma de media luna; otras, ojos grandes que dominaban su rostro; éstas, pequeños y montados sobre pedúnculos que se extendían desde el rostro; aquéllas carecían de tales órganos. El lector puede imaginar por qué los ojos evolucionaron de esta manera. Los ojos grandes pudieron ser de trilobites de aguas profundas donde la luz era tenue. Los ciegos quizá no necesitaron de la vista, toda vez que vivían enterrados en el fango. Los trilobites que contemplé en la cantera de Toledo tenían ojos compuestos con las facetas dispuestas de forma distinta en las dos subespecies. Los ejemplares de *P. rana milleri* presentaban ojos con ocho facetas en cada línea vertical y una media de 104 facetas por ojo. Los de *P. rana crassituberculata* tenían ojos con seis o siete

facetas en línea vertical y sólo 77 facetas por ojo.

En algunos trilobites, cada faceta del ojo compuesto constaba de dos capas de material, dispuestas de suerte que las superficies exterior e interior fueran convexas; la forma de la superficie entre las dos capas era un tanto más compleja. De acuerdo con la investigación realizada por el paleontólogo Euan N.K. Clarkson, de la Universidad de Edimburgo, y el físico Ricardo Levi-Setti, de la Universidad de Chicago, la forma de esta lente compuesta se aproxima al tipo ideal para eliminar la aberración esférica.

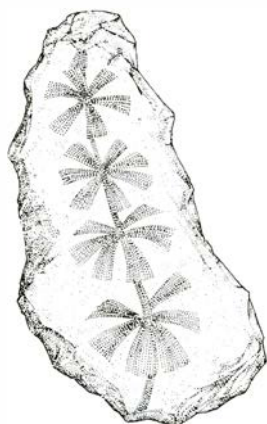
La capa exterior del ojo del trilobite está constituida por calcita, un mineral birrefringente del tipo del que me ocupé en esta misma sección en febrero de 1978. En general, cuando la luz pasa a través de un cristal birrefringente, se divide en dos rayos de acuerdo con la polarización de los mismos con respecto a los ejes del cristal. Esta separación de los rayos de luz habría permitido una interpretación del hábitat de un trilobite virtualmente imposible, pero la evolución los ha dotado de una lente con el cristal de calcita orientado de manera ventajosa. Cuando la luz entraba en el cristalino, viajaba a lo largo del eje óptico del mismo y no era afectada por la birrefringencia. El trilobites veía, pues, una sola imagen.

También he coleccionado un número de fósiles de plantas en una mina abandonada en las colinas del centro-este de Ohio. Se habían puesto en la superficie grandes cantidades de arcillas, aunque todas ellas desprovistas de fósiles. En un extremo de la zona afectada por la mina, en un lateral de la pequeña colina, un arroyo se había abierto camino en una capa más baja de arcilla. A lo largo de las laderas del río, la arcilla estaba llena de plantas fósiles.

Roeser y yo cavamos en estos laterales, los limpiamos y por fin conseguimos hallar un área de trabajo plana en la capa de arcilla. Aunque las plantas fósiles eran abundantes, fue difícil recuperar un ejemplar completo debido a la orientación de las mismas y a la naturaleza de la roca donde se encontraban. Donde los fósiles marinos de la formación de sílice eran normalmente bien expuestos al abrir una plancha de arcilla, las plantas fósiles estaban orientadas casi al azar en la misma. Cuando abría una de estas planchas, la fractura tenía muchas posibilidades de discurrir justo a través de varios especímenes. No obstante, los fósiles eran tan abundantes que al final del día tanto Roeser como yo teníamos muchos.

La mayor parte de las plantas fósiles de este lugar parecían ser helechos de semilla, plantas parecidas a los helechos que portan semillas en vez de esporas como los helechos auténticos. Encontramos ejemplares de *Sphenophyllum*, que tiene una hilera circular de hojas en forma de abanico al final de un tallo fino. También había *Alethopteris*, cuyas largas hojitas se extienden hacia los lados desde un tallo central con una vena prominente. Sacamos algunas otras plantas pteridofiliformes (*Pecopteris* y *Neuropteris*). Roeser descubrió una capa de *Sphenophyllum* que se extendía por la ladera en una ligera ranura de tres metros por lo menos.

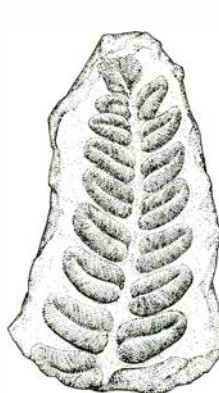
Todas estas plantas estaban depositadas en una laguna de fango pestilente hace entre 230 y 320 millones de años. Dado que las plantas no estaban endurecidas por materia mineral, su conservación dependía totalmente de la ausencia de oxígeno y bacterias aeróbicas. Parece ser que las plantas que descubrimos Roeser y yo habían caído en las aguas estancadas y habían sido cubiertas por el fango antes de pudrirse.



Sphenophyllum



Neuropteris



Alethopteris

Fósiles de los helechos *Sphenophyllum*, *Neuropteris* y *Alethopteris*

Libros

En torno a los sistemas agrícolas, población mundial, comunidades vegetales y formación de las especies

César Gómez, Tomás Jiménez, J. L. Carretero y Luis Alonso

ECOLOGIA DE LOS SISTEMAS AGRÍCOLAS, por C.R.W. Spedding, traducción de la primera edición inglesa (1975, Academic Press) por J. Manuel Ibeas Delgado, revisada por A. Suárez, 320 páginas, 92 figuras, 84 tablas. Editorial Blume; Madrid, 1979. El impacto de la agricultura sobre la vida y civilización humana sigue siendo enorme, aun cuando el ciudadano medio, urbano cada vez en mayor proporción, tiende hacia una ignorancia también cada vez mayor de lo que aquella supone y significa. El autor de este libro lo hace así notar y propone que en los estudios básicos se introduzcan materias relacionadas con la agricultura y las técnicas agrícolas. Alguien seguramente puede recordar que antaño ésta era precisamente la situación en viejos planes de estudio, donde existía una asignatura con el nombre de "Agricultura" y cátedras para ella en cada instituto de enseñanza secundaria. Aquello pasó y sólo al cabo del tiempo está volviendo a resurgir con timidez dentro del área de enseñanza que actualmente se denomina "ciencias naturales". Parecida trayectoria han sufrido otros muchos países, por lo que la observación del autor es razonable y oportuna.

Por otro lado, asistimos en nuestros días a una explosión del interés por la ecología. Claramente no es este fenómeno una simple moda pasajera, sino que responde a necesidades tan primarias para el hombre moderno como aprovechar mejor sus recursos, conservar un entorno de vida aceptable y, también muy probablemente, asegurar su propia supervivencia como especie. La inclusión de las ciencias ecológicas en los planes de estudio a todos los niveles, y particularmente en las enseñanzas básica y técnica superior, ha sido ya recomendada insistentemente por la UNESCO y a través de las conclusiones de muchos congresos relacionados con la educación a nivel internacional.

Un libro cuyo título se sitúa precisamente en la confluencia de dos áreas tan importantes es natural que atraiga auto-

máticamente la atención de gran número de técnicos y estudiosos. No es difícil adivinar lo que muchas de estas personas buscarán en él: la integración de una colección de conceptos que quizá les sean ya en parte familiares, pero que han aprendido separadamente a partir de las dos ciencias mencionadas. Realizar tal integración es, sin lugar a dudas, una tarea difícil. ¿Lo consigue este libro? Al menos lo intenta, y quizá sea la primera vez que un ensayo de este tipo se vierte en lengua castellana. Solamente por ello contribuye a llenar un hueco importante y merece que su lectura sea recomendada como útil. Si lo consigue o no, depende del tipo de lector y de lo que éste espera a priori de su lectura.

Para el técnico agrónomo cuya formación date de pocos años atrás, la única relación entre la ecología y la agricultura era bajo un punto de vista estrictamente auto-ecológico, ligado y limitado a cada cosecha en particular. Así, en la ecología del trigo se estudian los factores ambientales climáticos o edáficos, físicos, químicos o biológicos que inciden sobre la planta del trigo e influyen directa o indirectamente en su producción. La técnica agronómica tiende sencillamente a la "optimización de los factores ambientales para obtener una producción máxima", y una definición de este tipo siempre será válida aunque para la agricultura en sí existan enfoques más amplios y generales.

El libro trasciende desde luego aquel punto de vista y pasa a concebir la agricultura como lo que realmente es, un sistema complejo con una numerosa serie de interrelaciones que es preciso tratar muchas veces de un modo integral, aunque luego se hagan simplificaciones (por ejemplo la consideración de subsistemas) por razones de metodología. Al objeto de visualizar y ayudar en la comprensión y sistematización de aquellas relaciones (sean éstas simples flujos de materiales o de energía, acciones u operaciones, etcétera) se hace un énfasis especial en los esquemas y diagramas, exponiendo de ellos multitud de ejemplos

y añadiendo incluso un capítulo al final con instrucciones sobre el modo de construirlos.

Sendos capítulos se dedican a describir los sistemas agrícolas y los sistemas biológicos que de aquellos forman parte, para luego sobre estas bases discutir por separado los principios de la producción vegetal y animal en los dos capítulos siguientes. Otros se refieren a la recolección del producto, las pérdidas y desperdicios en los sistemas de producción, las relaciones de la biología agrícola con la comunidad (entendido este último término en sentido humano, no ecológico) y el papel de la investigación. En uno más, intercalado, sobre ecosistemas agrarios, es donde principalmente se intenta la integración antes aludida. Todo el texto está impregnado de un sentido económico, que es desde luego importante, por no decir fundamental, en un tema como el tratado. El libro está lleno de abundantes tablas con datos útiles y figuras con enfoques y presentaciones de lo más variado. Hay además un glosario con la explicación de ochenta términos usados en el texto.

El agrónomo, pues, quedará seguramente más que satisfecho con este enfoque, pero en cambio es muy posible que el ecólogo hubiera deseado encontrar algo más. Concebida la agricultura como una forma de participación del hombre en las cadenas tróficas de la biosfera, la cual va acompañada de una profunda modificación, cualitativa y cuantitativa de los ecosistemas preexistentes, parece razonable que las áreas de contacto entre agricultura y naturaleza y el encaje de la primera dentro de la segunda se hubiera tratado con algo más de profundidad y extensión. Conceptos clave de la ecología como son la diversidad, estabilidad, sucesión, etcétera, hubiera sido interesante introducirlos y examinarlos en relación con los distintos tipos de aprovechamientos agrícolas o de otros limítrofes, como la caza y la explotación forestal. Por ejemplo, el monocultivo de grandes zonas, el cultivo asociado con sus ventajas y sus inconven-

nientes, e incluso un sistema tan generalizado como el de las alternativas, son situaciones directamente relacionadas con el concepto ecológico de la diversidad, y hubiera resultado altamente formativo el discutir las con ese prisma. Haber situado sobre una escala de diversidad y/o estabilidad las distintas formas de aprovechamiento agrícola, que tan bien sistematizadas están en algunos cuadros, hubiera sido otra forma de enlazar los ecosistemas agrícolas con el concepto de sucesión. Igual lo hubiera sido el tratar de algún modo el importante problema de las zonas marginales agrícolas y sus posibilidades de recuperación. También más partido desde un punto de vista ecológico podría haberse sacado, dentro del capítulo sobre pérdidas y despilfarros, a todo lo concerniente a enfermedades, plagas y malas hierbas. En cambio, los flujos de materia y energía dentro de los ecosistemas agrícolas se tratan, a nuestro juicio, suficientemente.

Un tema que rara vez se menciona en los libros de agricultura es el del bienestar físico o "psicológico" de los animales que se explotan. Lo que a primera vista parece un problema de simple emotividad es sin duda algo más trascendente si se tienen en cuenta aspectos no solamente humanitarios sino también económicos. El autor lo discute brevemente inclinándose por un término medio entre los dos bandos irreconciliables que representarían las posiciones extremas de crueldad o de superemotividad.

La bibliografía es muy abundante y actualizada en relación con la edición original de 1975, por lo que cumple bien su misión informativa. La traducción es correcta, quizás a veces algo rígida y literal, y con algunos "lapsus" que afectan sobre todo a la parte gráfica, por lo que ésta da la sensación de haber sido traducida independientemente. En resumen, estamos ante un buen libro cuya utilidad está principalmente ligada a la novedad de su enfoque, a su riqueza de ideas y sugerencias y a su abundancia de datos. Sólo un sector de lectores al ver el título quizás empiecen a leerlo esperando algo más. (C.G.)

ESTADO DE LA POBLACION MUNDIAL. FNUAP (Fondo de las Naciones Unidas para Actividades de Población). Informe anual, Ginebra 1979. La tradicional ecuación población-alimentos permanece aún en la memoria colectiva como un importante factor limitativo sobre las posibilidades de desarrollo humano, a pesar de que la evidencia histórica haya desmentido hasta ahora gran

parte de las interpretaciones de tipo malthusiano. Los problemas planteados por el desequilibrio entre el crecimiento de la población y los recursos disponibles, algunos de los cuales están disminuyendo rápidamente, siguen siendo considerables. Pero su naturaleza reside no sólo en la comparación global de estas dos magnitudes agregadas (población-oferta de recursos), sino también y principalmente en la composición de la estructura de edades y espacial de la población y en la distribución de los recursos disponibles entre grupos sociales y países. La presión de la población mundial sobre los recursos del planeta no es uniforme y depende del nivel de renta y del modelo de consumo de cada grupo social. Según las últimas estimaciones de las Naciones Unidas, la población mundial pasará de 4413 millones de habitantes en 1980 a 6196 millones en el año 2000, pero la gran mayoría de estos nuevos habitantes vivirán en el mundo pobre que alcanzará una cifra de 4848 millones de personas.

La percepción de los problemas de la población se ha modificado sustancialmente tras los cambios mundiales ocurridos en la última década. A las críticas tendencias demográficas de los años cincuenta y sesenta, cuando el desenfrenado crecimiento de la población de los países más pobres dio lugar a numerosas teorías catastrofistas, ha sucedido una reflexión más serena, fundamentada en un mejor conocimiento de las variables demográficas y en la extensión de las políticas de población. La creciente aceptación de la importancia de la población como factor integral del desarrollo, por la comunidad internacional, ha promovido una serie de iniciativas de cooperación que han dado lugar a la creación del FNUAP en 1970, a la convocatoria de la I Conferencia Mundial sobre Población celebrada en Bucarest en 1974, y a la recientemente celebrada en Colombo (Sri Lanka) en 1979. Desde su creación, los informes anuales del FNUAP constituyen un balance periódico inapreciable tanto por su información fidedigna como por sus ponderadas recomendaciones sobre las políticas de población a seguir. El Informe de 1979 va más allá de la simple anotación de los últimos recuentos estadísticos y trata de resituar el problema del crecimiento de la población a la luz de la experiencia de las recientes décadas. En una breve reseña histórica señala que los principales cambios en la dinámica y en la estructura de la población se han producido en tres fases fundamentales. En los años cincuenta, el "problema de la población"

estuvo presidido por la lucha contra la morbilidad y la mortalidad; tras la erradicación de la mayoría de las enfermedades infecciosas y la reducción de la mortalidad prematura, el equilibrio demográfico secular cambió bruscamente; en la década de los sesenta dominó la preocupación por las elevadas tasas de natalidad, especialmente en los países más pobres; en la última década, el interés se ha centrado en el reconocimiento general de que la población forma parte integral del proceso de desarrollo y que la mejora del nivel de vida constituye un factor clave en la disminución del crecimiento de la población. Los principales factores observados en la dinámica de la población mundial son: un descenso en las tasas de fecundidad, cambios en los modelos de mortalidad, una aceleración del ritmo de urbanización y una extensión de las medidas de intervención activa en las políticas de población. Este proceso ha conducido según el informe "a cambios revolucionarios en las tendencias y en la estructura de la población mundial".

El descenso generalizado de las tasas de fecundidad "está fuera de toda duda", de acuerdo con los datos registrados en los tres últimos años. Dos de los tres mil millones de habitantes del mundo en desarrollo han reducido de forma significativa su fecundidad; si a esto se añade las tasas de fecundidad descendentes observadas en la mayoría de países desarrollados, puede afirmarse que más de las tres cuartas partes de la población mundial registra una tendencia hacia familias más pequeñas. Sin embargo, se advierte que "sería prematuro pasar del pesimismo al optimismo exagerado y pensar que el problema de la población ha quedado resuelto"; lo que se ha producido es un cambio de naturaleza y magnitud. La ruptura con los modelos de fecundidad tradicionales en el Tercer Mundo se ha debido a la influencia complementaria de la reducción de la fecundidad marital, el retraso en la edad de matrimonio y la confianza en una mayor reducción de la mortalidad, que aumentaría la esperanza de vida de padres e hijos. No obstante, dadas las tendencias acumuladas en las dos últimas décadas, el 40 por ciento de la población del Tercer Mundo es menor de 15 años y está a punto de entrar en la edad de procreación. Por tanto, aunque se mantenga durante los próximos veinte años el actual descenso de las tasas de fecundidad, se producirá en cualquier caso "un aumento estimado de la población mundial de unos 2000 millones de personas de aquí a final de siglo". A menos

que se produzcan cambios radicales en el orden económico internacional, nueve de cada diez de estos 2000 millones de personas adicionales vivirán en el grupo de países más pobres, con lo que se agravará la desigualdad de "un mundo cuyo equilibrio resulta ya bastante precario debido al aumento de la pobreza de la mayoría y al de la riqueza de una minoría". En las áreas desarrolladas, la fecundidad actual de sus poblaciones en conjunto llega apenas al nivel de reemplazamiento, y según las previsiones para lo que queda de siglo se producirá un crecimiento natural de la población próximo a cero e incluso negativo; esta baja fecundidad se considera asociada a ciertos cambios en la estructura social como la menor importancia de la familia, el auge del papel de la mujer y nuevas pautas sexuales.

Otro de los "cambios revolucionarios" tratados en el informe es el de la modificación de los modelos de mortalidad, que está conduciendo a un paulatino envejecimiento de la población; la combinación de unas tasas de natalidad en descenso con el aumento de la esperanza de vida han hecho subir la edad media de la población mundial. Si se mantienen las actuales tendencias, en el año 2000 habrá en todo el mundo el doble de personas mayores de 60 y 80 años que había en 1970; desde mediados de siglo hasta los últimos años setenta, la esperanza media de vida pasó de 42 a 54 años en el mundo en desarrollo y alcanzará los 63 años a finales de siglo; en los países desarrollados la esperanza media de vida en las últimas décadas se ha situado en torno a los 70 a 75 años, pero las posibilidades de progresar en esta dirección serán muy reducidas en el futuro. Este cuadro estadístico resultaría ilusorio si no se tuvieran en cuenta las marcadas disparidades todavía existentes, que van de 38 años de esperanza de vida en algunas regiones africanas a 73 en los países nórdicos europeos; esta brecha de 26 años es una trágica ilustración de la enorme desigualdad en la distribución de los recursos sanitarios y alimentarios mundiales. En cualquier caso este aumento de la edad media de la población modificará el modelo de dependencia familiar y de ayuda pública asistencial, al exigir mayores recursos destinados a los ancianos, y afectará a la movilidad residencial y profesional de la fuerza de trabajo. En los Estados Unidos, por ejemplo, hay actualmente seis trabajadores por cada persona jubilada y dentro de cincuenta años se estima que la proporción será de tres a uno solamente; en Europa la proporción de pen-

sionistas se duplicará en un período de tiempo similar. En el Tercer Mundo el envejecimiento de la población "puede ocasionar graves cargas adicionales sobre un grupo social ya sobrecargado". Se prevé que hacia el año 2000, el grupo de edad superior a 60 años del total de la población mundial alcanzará una cifra de 581 millones, casi el doble de la de 1970, y que en un 65 por ciento se encontrará en los países menos desarrollados.

El tercer cambio en la dinámica de la población mundial destacado por el Informe es el de "una aceleración del ritmo de urbanización en todo el mundo". Según recientes estimaciones, la población urbana mundial se ha duplicado desde mediados de siglo y puede volver a duplicarse antes de que éste termine; hacia 1950, casi la mitad de la población de las regiones desarrolladas vivía en áreas urbanas, en la actualidad viven dos tercios y se prevé que hacia el año 2000 lo harán las tres cuartas partes; en los países menos desarrollados la población urbana registraba en 1950 una proporción de 1 a 6, actualmente es ya de 1 a 3 y puede llegar a 1 a 2 en las próximas dos décadas. Esta explosión del proceso de urbanización conducirá a un crecimiento sin precedentes de las principales aglomeraciones metropolitanas; el eje Tokio-Yokohama, donde habitaba una población de 15 millones de personas en 1970, puede alcanzar los 26 millones en el año 2000; el Gran Cairo pasaría de 5.6 millones a 16.3 millones de habitantes; Lagos, con 1.4 millones, se aproximará a los 9.4 millones; y la ciudad de México, con 8.5 millones de habitantes, registrará un ritmo de crecimiento extraordinario hasta alcanzar una cifra de 31.6 millones, casi la población actual española. De verificarse esta tendencia hacia la rápida disminución de la población rural, las principales consecuencias serían la amenaza de escasez de alimentos, pues la agricultura intensiva encontrará límites cada vez mayores tanto tecnológicos como energéticos, y una agravación del paro y del déficit de equipamiento urbano en las ciudades.

Según el informe, la estrategia a seguir en el próximo futuro es "integrar la política de población en la planificación general del desarrollo". Para ello serán necesarias medidas complementarias a las acciones tradicionales contra la morbilidad y la mortalidad y las más recientes de planificación familiar, las prioridades más destacadas a tener en cuenta serían: la ampliación de oportunidades de educación y empleo de las mujeres

que repercutirían sobre la edad de matrimonio y la fecundidad; mejora de los equipamientos sociales para influir sobre la distribución espacial de la mano de obra; coordinación de las políticas de transportes y localización industrial para una reorientación de las migraciones internas y la distribución y tamaño de las ciudades. A estas medidas de política económica nacional sería necesario añadir la promoción de la cooperación técnica horizontal entre países de similar grado de desarrollo y una mayor asistencia de las agencias internacionales especializadas para fomentar la capacidad nacional de investigación en materia de población. (T.J.)

FITOSOCIOLOGIA. BASES PARA EL ESTUDIO DE LAS COMUNIDADES VEGETALES. por J. Braun-Blanquet, traducción de la tercera edición alemana (1964) realizada por J. Lalucat y revisada por O. de Bolós, XX + 820 páginas, 442 figuras y 88 tablas. Editorial Blume, Madrid 1979. La primera edición de esta obra apareció en alemán en 1928; constituyó un éxito inmediato por ser el primer gran tratado que se publicaba sobre fitosociología y por la forma clara de presentar los principios fundamentales de esta ciencia de reciente creación. Poco tiempo después, concretamente en 1932, se hizo una versión inglesa y posteriormente otra castellana en Argentina. Una segunda edición alemana se publicó en 1951. La tercera, a la que corresponde la presente traducción, salió a la luz en 1964; esta última edición es mucho más completa que las anteriores y cuenta con la colaboración de prestigiosos científicos que han intervenido con el autor en la elaboración de aquellos capítulos en que son especialistas. A pesar del considerable retraso, su publicación en castellano (la versión realizada en Argentina es menos completa y prácticamente inasequible) constituye una novedad interesante que estimo debe merecer la consideración de aquellas personas, especialmente profesionales y estudiantes, interesadas en los problemas relacionados con las ciencias de la naturaleza.

A principios de siglo, una de las primeras e importantes corrientes fitosociológicas se originó simultáneamente en Zurich y Montpellier, bajo las direcciones de Schöter y Flahault respectivamente. Al profesor Braun-Blanquet (que empezó su trabajo en Zurich y lo continuó en Montpellier, donde fundó y dirigió la Estación Internacional de Geobotánica Mediterránea y Alpina "SIGMA"), se le debe la creación de la escuela fitosociológica de Zurich-Mont-

pellier, sigmatista o florístico-sociológica; esta última denominación se debe al hecho de que dicha corriente se basa en el reconocimiento de entidades de vegetación o asociaciones vegetales según su composición florística y en la elaboración de una clasificación jerárquica, con la asociación como unidad básica, para una taxonomía de comunidades vegetales. A pesar de las muchas críticas de que ha sido objeto (especialmente por parte de los fitosociólogos anglosajones, que dan más importancia a consideraciones ecológicas y de tipo estadístico y no aceptan el análisis del tapiz vegetal apoyándose en la búsqueda deliberada de discontinuidades), el sistema de Braun-Blanquet está en la actualidad ampliamente establecido en Europa Continental, América Latina, varios países de África y algunos de Asia. El profesor Braun-Blanquet es sin ninguna duda el padre de la fitosociología actual; si la corriente por él iniciada (que representa el primer intento por concretar conceptos y métodos en los trabajos de investigación cada vez más numerosos) está superada en algunos aspectos por escuelas más modernas, no se puede olvidar que fundamentalmente él, que ha dedicado toda su vida profesional al estudio de la vegetación, ha hecho posible la evolución que se ha dado en los últimos años.

En el VIII Congreso Internacional de Botánica celebrado en París en 1954, y a propuesta de los profesores Guinochet, Lebrun y Molinier, se adoptó como definición de fitosociología "el estudio de las comunidades vegetales desde el punto de vista florístico, ecológico, dinámico, corológico e histórico". Esta ciencia aparece como una disciplina cuyo objetivo no es solamente la diagnosis florística y la clasificación de las asociaciones vegetales, sino que también comporta el estudio de la dinámica, historia, distribución y relaciones con las variables del medio, de las mismas. Todos estos objetivos son recogidos en los siete capítulos que contiene el libro que nos ocupa en este comentario.

La introducción y el primer capítulo están dedicados, de una forma clara y concisa, a la definición y objetivos de la fitosociología, así como al concepto de comunidad vegetal basándose en las relaciones de dependencia y de comensalismo entre las plantas.

El capítulo segundo contempla ampliamente la estructura e interpretación de las unidades básicas de vegetación, especialmente en lo concerniente a las plantas superiores. El autor, con la ayuda de numerosos ejemplos ilustrativos, expone de forma hábil la metodología (realización de inventarios florísticos,

elaboración de las tablas de asociación y sistemática de las comunidades vegetales) empleada en el sistema fitosociológico florístico-sociológico. Los grandes progresos realizados recientemente en el cálculo numérico, con la cada vez mayor capacidad de los ordenadores, y el haberse publicado la edición de este libro hace quince años, lleva consigo que no se recojan las nuevas técnicas numéricas de análisis de la vegetación (muestreo, homogeneidad florística de una superficie de vegetación y curva área-especies) y de establecimiento de categorías fitosociológicas (clasificación jerárquica, análisis de componentes principales y análisis factorial de correspondencias). En cuanto al cuadro de las clases de vegetación europeas resulta demasiado esquemático y lógicamente incompleto para la actualidad. También se incluye en este capítulo un estudio de las formas vitales, en especial las de Raunkiaer, y de las comunidades de criptógamas, epífitos y saprofitos.

En los capítulos tercero y cuarto, se exponen la sinecología mesológica (es decir, el estudio de los factores ambientales, que tanta influencia tienen sobre la vegetación) y la sinecología etológica, que se ocupa de los problemas relacionados con el comportamiento de las comunidades y de sus miembros frente a las condiciones del hábitat, bajo la influencia de la vida en común. Han colaborado, junto al autor, los profesores Bach de Zurich en lo referente a los factores edáficos y Stocker y Lange, ambos de Darmstadt, en lo concerniente a factores climáticos y funcionalismo de las comunidades, respectivamente. A lo largo de estos capítulos se pasa revista al complejo campo de las interacciones entre los propios componentes de las comunidades vegetales y entre éstas y el medio ambiente, así como a la periodicidad de las funciones vitales externas y al curso anual de los procesos vitales fisiológico-ecológicos. No obstante la dificultad que entraña el hacer generalizaciones sobre la materia tratada en estos capítulos y los avances que se han producido en el tiempo transcurrido desde que se redactaron hasta la actualidad, considero que la inclusión de gran cantidad de ejemplos concretos, resultado de la enorme experiencia de campo acumulada por Braun-Blanquet en sus muchos años de trabajo, confiere a la obra un marcado interés, especialmente desde el punto de vista aplicativo y práctico.

La sindinámica, o el estudio de la dinámica de las comunidades vegetales, constituye la temática del capítulo quinto. Se incluyen las distintas fases de las sucesiones vegetales, desde la colonización al climax, y los métodos de inves-

tigación de las mismas. Con respecto a la metodología, nos encontramos con las observaciones hechas al referirnos al estudio de la estructura de la vegetación, es decir, una ausencia lógica de las modernas técnicas numéricas.

El capítulo sexto trata de la sincronología o historia de las comunidades. La mayor parte de su contenido está dedicado al análisis polínico de los sedimentos geológicos, técnica muy utilizada en la determinación de la vegetación que existió en tiempos pasados. Ha sido revisado por el profesor Firbas, de Göttingen, y como se indica en el mismo texto del libro sólo se pretende dar un esbozo de este método.

En el último capítulo, en cuya elaboración ha contribuido el profesor Schmithüsen, de Saarbrücken, se incluye la sincronología o distribución de las comunidades vegetales; comprende la ordenación espacial y área de las comunidades, los espectros ecológicos y la cartografía de la vegetación. Como parte final de la obra hay una extensa bibliografía de aproximadamente 1800 referencias; aunque ha sido bien seleccionada por parte del autor, no cabe duda de que tiene que resultar anticuada, como consecuencia de la fecha en que fue escrito el original de esta traducción.

Para terminar, considero que este libro en su conjunto constituye un tratado completo sobre fitosociología, en el sentido de que prácticamente todas las partes de que consta esta ciencia están incluidas en él. De su lectura se desprende de forma clara que el estudio de las comunidades vegetales no ha de limitarse exclusivamente a su descripción y clasificación, sino que es necesario adentrarse en ellas desde un punto de vista más complejo, incluyendo su funcionamiento y relaciones con el medio ambiente. A pesar de que la edición a la que corresponde esta traducción se publicó hace quince años y, por tanto, no se abordan aquellos aspectos en los que ha habido un enorme desarrollo en los últimos tiempos, no ha perdido su vigencia como obra básica y punto de partida del estudio de los problemas relacionados con la vegetación. Como punto final a este comentario quiero señalar que es una lástima que la versión castellana de esta tercera edición alemana no se haya publicado mucho antes, sobre todo teniendo en cuenta la acusada escasez en nuestro idioma de libros dedicados a la fitosociología. (J.L.C.)

MODES OF SPECIATION, por Michael J. D. White, W. H. Freeman and Company, San Francisco, 1978. A los diez años de un polémico artículo aparecido en *Science* (vol. 159, págs. 1065-

1070) que sorprendió a la comunidad científica. M. J. D. White nos ofrece el desarrollo completo de lo que él entiende por el proceso de especiación, es decir, de los cambios genéticos que ocurren en una población y en virtud de los cuales se originan nuevas especies. En 1968 se admitía comúnmente la existencia de dos tipos de especiación: *alopátrica*, que consistía en la formación de nuevas especies a partir de otras geográficamente aisladas, apoyándose sobre todo esta corriente en las barreras isleñas; y especiación *simpátrica*, más antigua y cuestionada, que estribaba en la formación de nuevas especies a partir de una población que compartía un mismo espacio. Ese planteamiento dicotómico se rompió con la inclusión de un tercer modelo: especiación *parapátrica*, que considera la formación de nuevas especies a partir de zonas de solapamiento o contiguas en la geografía, donde la hibridación no sólo es posible, sino plausible.

El primer avance del artículo al libro se advierte ya en el título. Aquel hablaba de "modelos" (exactamente, *Models of Speciation*); éste describe los "modos" de especiación; se pasa de un marco teórico coherente a una explicación sistemática y organizada de los hechos. El segundo es de contenido. Los procesos de especiación no se fundan tanto en el aislamiento geográfico cuanto en la reordenación cromosómica, tomada ésta en su sentido más amplio. En uno y otro caso se da como presupuesto válido la categoría de especie biológica. Al lector ajeno al campo de la sistemática y la taxonomía quizá le llame la atención que se haya puesto en duda ese presupuesto alguna vez. No sólo se ha puesto en duda en el pasado remoto, sino que es frecuente encontrarse hoy en revistas especializadas con afirmaciones de este tenor: "La naturaleza de las especies... es asunto de conjetura" (Donald A. Levin: "The Nature of Plant Species", en *Science*, 27 de abril de 1979, pág. 381). A favor y en contra del concepto y la validez real del mismo sigue produciéndose abundante bibliografía.

Como es obvio, White aborda el tema de la especiación en cuanto supone real —no ficción de la mente— la especie y argumenta en el primer capítulo contra los objetores, agrupados en torno a la llamada escuela fenética. P. Ehrlich, R. W. Holm, P. H. Raven, R. R. Sokal, T. J. Crovello y Peter H. A. Sneath son los representantes más conspicuos de la escuela de clasificación de los organismos de acuerdo con su morfología, en particular, en razón de aquellos caracteres que denominan unidades taxonómicas operativas (UTO) y los grupos de orga-

nismos que éstas definen. Por contra, los partidarios de la especie biológica se apoyan principalmente en el aislamiento genético. En la mente de los fenetistas está la creencia de que en biología, como en cualquier otra ciencia experimental, nunca habrá conocimiento objetivo y validable mientras no pueda tratarse matemáticamente; así ocurrió con la química y la física, y la biología no puede ser la excepción. Por su lado, los partidarios de la especie biológica se atienen a razones reduplicativamente biológicas: vivo es aquello que es capaz de reproducirse, y la capacidad de interfecundación marca la frontera de un taxón a otro. Por decirlo simplistamente, los biomatemáticos (la mayoría procede del campo de la biometría) se fijan en el fenotipo y los biosistemáticos (muchos proceden del campo de la investigación de la genética cuantitativa y evolución) se centran en el genotipo. Hay matizaciones y puntos de confluencia en ambos enfoques.

A la hora de detallar los distintos aspectos que involucran un proceso de especiación de una especie dada habrá que tener en cuenta la bioquímica, la citología, la genética, la etología y la ecología de ese grupo de organismos. Los modernos estudios de bioquímica nos ofrecen un amplio abanico del polimorfismo enzimático. La citología y la genética se unen para explicar las posibilidades de hibridación y la ingeniería química en la transformación de los organismos. El ADN de los seres pluricelulares es una verdadera caja de sorpresas de la que cada día salen nuevas alternativas de evolución, más allá de las inversiones y traslocaciones clásicas. La etología y la ecología revelan estrategias que fijarán las nuevas especies *in fieri*. Todo esto se viene recogiendo y profundizando en la creciente investigación de un tema cuyo punto de arranque va mucho más atrás de la publicación en 1859 de *El origen de las especies*.

El valor de la obra de White, uno de los numerosos que tiene, radica justamente en esa visión global de uno de los centros de la biología. Además de ser uno de los trabajadores de campo más reputados, el autor muestra un acopio de información extraordinario, que trasciende la extensa bibliografía con que se cierra el libro, y un indiscutible rigor mental. Para valorar el alcance de la cuestión recordemos que los animales placentarios, y el hombre es uno de ellos, se han formado en última instancia y principalmente, a partir de reordenaciones cromosómicas (A.C. Wilson, G.L. Bush, J.M. Case y M.C. King). ¿Veremos algún día traducida esta magnífica obra? (L.A.)

Bibliografía

Los lectores interesados en una mayor profundización de los temas expuestos pueden consultar los trabajos siguientes:

LA SEGURIDAD DE LOS REACTORES DE FISION

RISK ASSESSMENT REVIEW GROUP REPORT TO THE U.S. NUCLEAR REGULATORY COMMISSION. H. W. Lewis, R. J. Budnitz, H. J. C. Kouts, F. von Hoppel, W. B. Loewenstein y F. Zachariasen. U.S. Nuclear Regulatory Commission, National Technical Information Service, 1975.

REPORT OF THE PRESIDENT'S COMMISSION ON THE ACCIDENT AT THREE MILE ISLAND. THE NEED FOR CHANGE: THE LEGACY OF T.M.I. John G. Kemeny, Bruce Babbitt, Patrick E. Haggerty, Carolyn Lewis, Paul A. Marks, Cora B. Marrett, Lloyd McBride, Harry C. McPherson, Russell W. Peterson, Thomas H. Pigford, Theodore B. Taylor y Anne D. Trunk. U.S. Government Printing Office, 1979.

THREE MILE ISLAND AND THE FUTURE OF NUCLEAR POWER. Número especial de *IEEE Spectrum*, vol. 16, n.º 11; noviembre, 1979.

ESTRUCTURA INTERNA DEL PROTON

ASYMPTOTIC FREEDOM: AN APPROACH TO STRONG INTERACTIONS. H. David Politzer en *Physics Reports*, vol. 14C, n.º 4, págs. 129-180; nov., 1974.

LARGE TRANSVERSE MOMENTUM PROCESSES. Dennis Sivers, Stanley J. Brodsky y Richard Blankenbecler en *Physics Reports*, vol. 23C, n.º 1, págs. 1-121; enero, 1976.

RECENT RESULTS ON ELECTRON-POSITRON ANNIHILATION ABOVE 2 GEV. G. J. Feldman y M. L. Perl en *Physics Reports*, vol. 33C, n.º 5, págs. 285-365; octubre, 1977.

GENES ASESINOS EN BACTERIAS DE VIDA LIBRE

KAPPA AND OTHER ENDOSYMBIONTS IN *PARAMECIUM AURELIA*. J. R. Preer, jr., L. B. Preer y A. Jurand en *Bacteriol. Rev.*, vol. 38, págs. 113-163; 1974.

"SPIRAL-BODIES" - INTRACYTOPLASMIC MEMBRANE STRUCTURES IN A HYDROGEN OXIDIZING BACTERIUM. J. Lalucat y F. Mayer en *Z. Allg. Mikrobiologie*, vol. 18, págs. 517-521; 1978.

REFRACTILE BODIES IN A NEWLY ISOLATED FREE LIVING HYDROGEN OXIDIZING BACTERIUM. J. Lalucat, O. Meyer, F. Mayer, R. Parés y H. G. Schlegel en *Arch. Microbiol.*, vol. 121, págs. 9-15; 1979.

ENFERMEDADES CAUSADAS POR DEFECTOS EN LA COMUNICACION INTERCELULAR

BEHAVIORAL NEUROCHEMISTRY: NEUROREGULATORS AND BEHAVIORAL STATES. Jack D. Barchas, Huda Akil, Glen R. Elliott, R. Bruce Holman y Stanley J. Watson en *Science*, vol. 200, n.º 4344, págs. 964-973; 26 de mayo de 1978.

PREPARATION OF RADIOLABELED THYROID-STIMULATING IMMUNOGLOBULINS (TSI) BY RECOMBINING TSI HEAVY CHAINS WITH ¹²⁵I-LABELED LIGHT CHAINS: DIRECT EVIDENCE THAT THE PRODUCT BINDS TO THE MEMBRANE THYROTROPIN RECEPTOR AND STIMULATES ADENYLATE CYCLASE. S. Qasim Mehdi y Joseph P. Kriss en *Endocrinology*, vol. 103, n.º 1, págs. 296-301; julio, 1978.

ENTRY OF INSULIN INTO HUMAN CULTURED LYMPHOCYTES: ELECTRON MICROSCOPE AUTORADIOGRAPH ANALYSIS. I. D. Goldfine, A. L. Jones, G. T. Hradek, K. Y. Wong y J. S. Mooney en *Science*, vol. 202, n.º 4369, págs. 760-762; 17 de noviembre de 1978.

LA ROTACION DE LOS COMETAS

THE PREDICTION OF ANOMALOUS TAILS OF COMETS. Zdenek Sekanina en *Sky and Telescope*, vol. 47, n.º 6, págs. 374-377; junio, 1974.

BACKGROUND OF MODERN COMET THEORY. Fred L. Whipple en *Nature*, vol. 263, n.º 5572, págs. 15-19; 2 de septiembre de 1976.

EL CITOCROMO C Y LA EVOLUCION DEL METABOLISMO ENERGETICO

THE CYTOCHROME FOLD AND THE EVOLUTION OF BACTERIAL ENERGY METABOLISM. Richard E. Dickerson, Russell Timkovich y Robert J. Almassy en *Journal of Molecular Biology*, vol. 100, n.º 4, págs. 473-491; 5 de febrero de 1976.

THE PHOTOSYNTHETIC BACTERIA. Dirigido por Roderick K. Clayton y William R. Sistrom. Plenum Press, 1978.

THE CYTOCHROMES C: AN EXERCISE IN SCIENTIFIC SERENDIPITY. Richard E. Dickerson en *UCLA Forum in Medical Science*, vol. 21: *Evolution of Protein Structure and Function*. Dirigido por D. S. Sigman y M. A. B. Brazier. Academic Press, 1980.

EVOLUTION AND GENE TRANSFER IN PURPLE NONSULFUR PHOTOSYNTHETIC BACTERIA. Richard E. Dickerson en *Nature*, vol. 283, n.º 5743, págs. 210-212; 10 de enero de 1980.

FISICA DEL SALTO MORTAL Y DEL SALTO EN TIRABUZON

THE REORIENTATION OF A HUMAN BEING IN FREE FALL. Preston G. Smith y Thomas R. Kane. Technical Report n.º 171. Stanford University, sin publicar, 1967.

THE TECHNIQUES OF SPRINGBOARD DIVING. Charles Batterman. The MIT Press, 1968.

DO SPRINGBOARD DIVERS VIOLATE ANGULAR MOMENTUM CONSERVATION? Cliff Frohlich en *American Journal of Physics*, vol. 47, n.º 7, págs. 583-592; julio, 1979.

ESCARABAJOS CORNUDOS

HORNED BEETLES: A STUDY OF THE FANTASTIC IN NATURE. Gilbert J. Arrow. Dr. W. Junk, Publishers, 1951.

LIFE ON A LITTLE KNOWN PLANET. Howard Ensign Evans. E. P. Dutton & Co., Inc., 1968.

SEXUAL SELECTION AND REPRODUCTIVE COMPETITION IN INSECTS. Dirigido por M. S. Blum y N. A. Blum. Academic Press, 1979.

JUEGOS MATEMATICOS

ONE MORE RIVER TO CROSS. T. H. O'Beirne en *Puzzles and Paradoxes*. Oxford University Press, 1965.

STRUCTURAL MODELS: AN INTRODUCTION TO THE THEORY OF DIRECTED GRAPHS. Frank Harary, Robert Z. Norman y Dorwin Cartwright. John Wiley & Sons, Inc., 1965.

TALLER Y LABORATORIO

INVERTEBRATE FOSSILS. Raymond C. Moore, Cecil G. Lalicker y Alfred G. Fischer. McGraw-Hill Book Company, 1952.

THE ELEMENTS OF PALEONTOLOGY. Rhona M. Black. Cambridge at the University Press, 1970.

